Machine Translated by Google

O que é macroevolução? O que é macroecologia?



Roteiro

Por que estudar macroevolução e macroecologia?

A maioria dos livros didáticos sobre evolução e ecologia concentra-se principalmente nos processos que operam nas populações. Mas muitas das questões que queremos colocar sobre os padrões de biodiversidade não são facilmente respondidas centrando-nos apenas no nível da população, tais como: Como surge a novidade? O que causa extinções em massa? A seleção atua no nível dos genes, dos indivíduos, das espécies ou das linhagens? Por que a biodiversidade está distribuída de forma tão desigual no espaço? Perguntas como estas exigem que desenvolvamos o nosso conhecimento dos processos a nível micro, mas que os consideremos em grandes escalas espaciais, longos períodos de história evolutiva e muitas linhagens evolutivas diferentes. Estudar o desenvolvimento intelectual dos campos da macroevolução e da macroecologia é importante por diversas razões. As ideias científicas evoluem ao longo do tempo, com base no que veio antes, por isso não podemos compreender completamente o que as pessoas pensam hoje sem apreciar como esse ponto de vista foi construído pela investigação e pela contemplação durante longos períodos.
Muitas das mesmas áreas de debate surgem repetidamente, por isso a familiaridade com a história ajuda-nos a reconhecer e avaliar diferentes hipóteses.
Este capítulo também mostrará como os estudos de caso individuais abordados nos demais capítulos se conectam ao panorama geral das ideias evolucionistas e ecológicas.

Quais são os pontos principais?

- A macroevolução centra-se na mudança dos padrões de diversidade biológica ao longo do tempo, espaço e linhagens.
- A macroecologia diz respeito a padrões em larga escala na abundância e distribuição de espécies.

Fotografia: Floresta Nothofagus. © Lindell Bromham.

Machine Translated by Google



- Debates importantes ressurgem continuamente, tais como se a mudança acontece gradualmente através da acumulação de pequenas mudanças ou rapidamente através de "saltos" maiores, e os papéis relativos do acaso, da selecção e da história na formação da biodiversidade.

Quais técnicas são abordadas?

- **Desenvolvimento de ideias:** o que pensamos agora baseia-se no que a ciência Os cientistas pensaram no passado, por isso precisamos compreender os debates passados, bem como as questões atuais.
- **Teste de hipóteses:** o enquadramento de questões testáveis, o desenho experimental e a análise estatística são críticos na macroevolução e na macroecologia.

Que estudos de caso serão incluídos?

- Testando hipóteses no tempo e no espaço: reconstruindo as origens da HIV.

"As visões gerais levam-nos habitualmente a considerar cada forma orgânica como uma parte definida de toda a criação, e a reconhecer, na planta ou no animal particular, não uma espécie isolada, mas uma forma ligada na cadeia do ser a outras formas vivas ou extinto. Eles ajudam-nos a compreender as relações que existem entre as descobertas mais recentes e aquelas que prepararam o caminho para elas. Eles ampliam os limites da nossa existência intelectual e. . eles nos colocam em comunicação com o mundo inteiro."

Alexandre von Humboldt (1847). *Cosmos: Esboço de uma Descrição Física do Universo,* Vol. I. Tradução: E. Sabine. John Murray, Londres.

Machine Translated by Google

Por que estudar macroevolução e macroecologia?

A evolução e a ecologia são fundamentais para o estudo da biologia e a chave para a compreensão do mundo ao seu redor. Se você olhar pela janela, a maior parte do que você vê é produto da evolução. Não só as próprias espécies – como os animais, as plantas e os fungos – mas também o solo e a atmosfera, e mesmo os edifícios, as estradas e os automóveis, são, em última análise, produtos do mundo biológico. Assim, o princípio fundamental que precisamos de ter em mente se quisermos compreender o mundo que nos rodeia é que todos os fenómenos biológicos são o produto de uma longa história evolutiva, moldada por interacções entre os organismos e o seu ambiente, e sujeita a ambos. eventos casuais e seleção. Não é de surpreender que a evolução e a ecologia estejam a assumir um papel cada vez mais proeminente na educação biológica.

Os cursos introdutórios à evolução e à ecologia normalmente se concentram nos processos em nível populacional, como seleção, deriva, migração e competição. A maioria dos biólogos assume que estes processos a nível populacional estão subjacentes a todos os fenómenos evolutivos e que quaisquer padrões de biodiversidade no espaço e no tempo podem, em última análise, ser atribuídos a mudanças na composição genética das linhagens ao longo do tempo. Mas pode não ser óbvio para todos como passamos das mudanças nas frequências genéticas nas populações aos grandes padrões de biodiversidade no espaço e no tempo. Há muitas questões interessantes que não podemos responder adequadamente usando apenas o nosso conhecimento dos processos a nível populacional. Considere as seguintes questões:

- Por que os dinossauros foram extintos?
- Por que existem tantos tipos diferentes de besouros?
- Porque é que os trópicos têm mais biodiversidade do que as zonas temperadas?

Estas questões envolvem a observação de padrões nos números e tipos de organismos (que chamaremos de riqueza de espécies), seja ao longo do tempo, ou do espaço, ou entre linhagens. Quando procuramos respostas para perguntas como essas, descobriremos que nosso foco nem sempre está no que está acontecendo com indivíduos ou mudanças nas frequências genéticas nas populações. Em vez disso, poderemos considerar processos ao nível da linhagem, como taxas de diversificação e distribuição geográfica. Ao fazer isso, somos confrontados com um dilema. Será que o foco em observações de "nível superior", feitas através da comparação de diferentes linhagens durante longos períodos de tempo, implica que existem processos especiais de "nível superior" que não podem ser explicados simplesmente em termos de processos de "nível inferior" que ocorrem nas populações? ao longo de gerações? Ou reflecte simplesmente que por vezes precisamos de ter uma visão a longo prazo para apreciar a forma como processos simples subjacentes podem funcionar em longos períodos de tempo e em grandes áreas? Muitas das discussões neste livro explorarão esta interação entre os níveis de observação e a ampliação dos processos evolutivos e ecológicos para padrões de larga escala e de longo prazo.

O progresso na macroevolução e na macroecologia está a tornar-se cada vez mais relevante para os esforços de conservação, devido ao reconhecimento da importância dos processos em grande escala. Por exemplo, os padrões atuais de diversidade de espécies e risco de extinção são o produto não apenas de processos em escala populacional, como o isolamento genético, mas também o produto do tempo (história evolutiva), do espaço (fatores ecológicos em escala regional) e processos em nível de linhagem (diferentes taxas de mudança, especiação e extinção). A biodiversidade é cada vez mais vista como um fenómeno dinâmico e não como um padrão estático. Precisamos de ideias e ferramentas macroevolutivas e macroecológicas para desenvolver e enriquecer esta nova perspectiva.

Então, o que significa a palavra "macroevolução"? Podemos comparar a "microevolução", que normalmente é usada para descrever mudanças hereditárias dentro de uma população, com a "macroevolução", que se preocupa amplamente com a variação nos padrões das espécies ao longo do espaço, do tempo e das linhagens. Estas definições simples são descritivas; eles se referem a padrões que podemos observar. Mas o que causa os padrões macroevolutivos? Eles emergem apenas do

Machine Translated by Google

processos microevolutivos que ocorrem em todas as populações? Ou existem mecanismos que funcionam em complemento aos processos populacionais? Existem processos macroevolutivos especiais que operam apenas ocasionalmente em linhagens específicas? Não tentaremos dar uma resposta definitiva a estas questões, porque as opiniões divergem bastante, como descobriremos ao longo deste livro. Embora a maioria dos cientistas considere que a macroevolução e

Embora a macroecologia descreva padrões em larga escala gerados pelos processos de microevolução e ecologia em nível populacional, alguns cientistas pensam que existem processos macroevolutivos especiais que moldam a biodiversidade. Desentendimentos fundamentais como estes tornam o campo da macroevolução

excitante e intelectualmente estimulante.

O campo da macroecologia está intimamente associado à macroevolução, na medida em que existe uma sobreposição substancial entre os dois. É por isso que os dois campos são apresentados juntos neste livro. Acabamos de definir a macroevolução (padrões na distribuição das espécies através do espaço, do tempo e das linhagens) contrastando-a com a microevolução (mudança nas frequências genéticas nas populações ao longo das gerações).
Podemos fazer o mesmo com a macroecologia? Você provavelmente não ouvirá pessoas usando o termo "microecologia" (a menos que estejam se referindo à ecologia de organismos microbianos). No entanto, podemos contrastar a ecologia à escala local, que se preocupa com as interacções entre as espécies e os seus ambientes em pequenas áreas, com a ecologia em larga escala, que considera como a diversidade das espécies está distribuída às escalas regional, continental ou global.

Embora a macroecologia como disciplina científica seja relativamente jovem, muitas das questões centrais sobre os processos que governam a distribuição e a abundância das espécies têm sido colocadas há séculos.
A maioria dos estudos macroecológicos concentra-se na explicação dos padrões atuais (ou recentes) de abundância, distribuição e diversidade de espécies. Contudo, não podemos compreender as actuais distribuições de espécies sem uma apreciação da história evolutiva e ambiental, e esperaremos que os actuais padrões de biodiversidade tenham sido moldados por processos que operam ao longo de longas escalas de tempo. Portanto, a macroecologia pode ser pensada como o estudo da situação atual

padrões na distribuição da biodiversidade que são (pelo menos parcialmente) o produto de mudanças macroevolutivas processos.

A macroevolução e a macroecologia são campos dinâmicos em constante estado de fluxo. As ideias mudam, surgem novas evidências, novas análises são concebidas. Isto torna-os campos interessantes para estudar, mas também significa que nem sempre podemos oferecer factos indiscutíveis ou explicações universalmente aceites. Se quiser estudar macroevolução e macroecologia, terá de se habituar a ver os dois lados de um debate, a ponderar explicações concorrentes e a procurar dados para testar ideias diferentes. É por isso que os capítulos deste livro foram apresentados como um conjunto de perguntas e não de respostas. Aprender a fazer boas perguntas é a habilidade mais importante que um cientista pode ter. A segunda habilidade mais importante é conceber testes criativos e eficazes para comparar a plausibilidade de diferentes explicações (ver Estudo de Caso 1). É por isso que este livro enfatiza ferramentas de pesquisa em vez de um catálogo de "fatos". Nosso foco está no processo de investigação científica, não apenas em seus resultados. Esperamos que este livro lhe dê a confiança necessária para enfrentar grandes ideias, a base necessária para fazer perguntas interessantes e as ferramentas necessárias para buscar respostas.



Pontos chave

- A macroevolução e a macroecologia centram-se em padrões de biodiversidade que são moldados por processos que operam em grandes escalas de tempo, em amplas escalas espaciais e que afectam uma grande variedade de linhagens.
- A maioria dos investigadores assume que os processos que operam ao nível da população (microevolução, ecologia populacional) podem ser ampliados para explicar padrões macroevolutivos e macroecológicos de longo prazo e em grande escala. Mas alguns cientistas invocam mecanismos adicionais que operam ao nível da linhagem ou do ecossistema para explicar estes fenómenos.

Machine Translated by Google

Ferramentas de pesquisa para grandes questões

Um dos pontos fortes da investigação científica é que ela pode progredir com qualquer mistura de empirismo, intuição e teoria formal que se adapte à conveniência dos investigadores.

George C. Williams (1966). *Adaptação e seleção natural: uma crítica de algum pensamento evolucionário atual.* Imprensa da Universidade de Princeton, Princeton, NJ.

Enquadrar e testar hipóteses em padrões de biodiversidade em larga escala no espaço, no tempo e nas linhagens apresenta alguns desafios. Para demonstrar isto, consideremos primeiro alguns exemplos de ferramentas de investigação utilizadas para estudar processos a nível populacional. A pesquisa sobre processos evolutivos pode envolver experimentos manipulativos, onde linhas replicadas são submetidas a diferentes tratamentos e os efeitos monitorados.

Por exemplo, populações experimentais de bactérias expostas a diferentes concentrações de antibióticos podem ser utilizadas para testar a base genética da evolução da resistência. Nem todos os experimentos acontecem em laboratório. Por exemplo, parcelas semeadas com diferentes combinações de espécies de gramíneas podem ser usadas para medir a relação entre diversidade e produção de biomassa ao longo de muitos anos. Muitos estudos em evolução e ecologia não envolvem qualquer manipulação, mas baseiam-se na observação atenta da natureza. Por exemplo, colher amostras de sangue de indivíduos selvagens e sequenciar o seu ADN pode revelar elevados níveis de acasalamento extra-par em aves socialmente monogâmicas e pode ser usado para estimar a aptidão, rastreando descendentes ao longo de várias gerações.

Podemos usar os mesmos tipos de ferramentas de investigação para fazer perguntas sobre os padrões de diversidade de espécies entre linhagens, ao longo do tempo ou em todo o planeta? A resposta a esta pergunta é "sim e não". Podemos utilizar os resultados de estudos como estes para inferir mecanismos subjacentes à mudança macroevolutiva ou aos padrões macroecológicos, mas não poderíamos utilizá-los para estudar esses processos directamente. Por exemplo, podemos criar populações de moscas da fruta sob diferentes regimes de temperatura e, em seguida, examinar as mudanças nos genes subjacentes à tolerância térmica e comparar a sobrevivência e a reprodução.

das linhas experimentais e controle em diferentes temperaturas. Poderíamos usar essas observações para inferir que este processo de mudança genética na população experimental, se deixado por muito, muito tempo, resultaria na formação de espécies distintas com adaptações específicas a nichos térmicos particulares. Mas, em geral, não podemos observar directamente a evolução de linhagens caracterizadas por novas adaptações importantes, ou de famílias com diferentes números de géneros, ou de comunidades com diferentes números de espécies co-adaptadas, porque estes fenómenos ocorrem ao longo de vastas escalas de tempo. Pela mesma razão, não podemos observar diretamente o processo geológico de construção de montanhas ou os fenómenos astronómicos subjacentes à formação de estrelas, que ocorrem em escalas de tempo muito mais longas do que a vida humana. Mas podemos fazer inferências sobre

como as montanhas são construídas ou as estrelas nascem, por exemplo, estudando a elevação ao longo de falhas geológicas ou comparando estrelas existentes em diferentes estágios de formação. A biologia evolutiva, tal como a geologia ou a astronomia, é por vezes referida como uma "ciência histórica", porque muitas vezes desejamos explicar acontecimentos passados que não podemos testemunhar diretamente.

Dado que os temas de análise na macroevolução e na macroecologia não podem ser manipulados experimentalmente, os investigadores devem inferir acontecimentos e processos passados através de observações dos resultados desses acontecimentos e processos. Essas observações podem envolver a comparação do número ou tipo de organismos presentes em diferentes períodos de tempo (ver Capítulo 3), comparar a variação na atual riqueza de espécies entre linhagens (ver Capítulo 9) ou perguntar por que a riqueza de espécies varia tão dramaticamente entre diferentes linhagens. regiões geográficas (ver Capítulo 10). Contudo é importante notar que os princípios de um desenho experimental sólido e uma compreensão clara da análise estatística são igualmente fundamentais para a investigação em macroevolução e

macroecologia como em estudos experimentais e de campo de processos em nível populacional. Este é um ponto que enfatizaremos ao longo deste livro: para pesar hipóteses sobre as origens e os padrões da biodiversidade, precisamos de testes científicos cuidadosamente concebidos e de análises estatísticas claramente formuladas.

Machine Translated by Google

Uma longa história de ideias

É melhor que uma verdade, uma vez percebida, lute por muito tempo sem obter a atenção que merece, do que tudo o que é produzido pela imaginação aguçada dos homens seja facilmente aceito.

Jean-Baptiste Lamarck (1809). *Filosofia Zoológica* (Tradução de Ian Johnston, 1999)

Mudanças evolutivas em grande escala e padrões de distribuição e diversidade de espécies em larga escala estão há muito tempo na agenda intelectual das pessoas interessadas no mundo natural. É importante considerarmos a história destas ideias por duas razões. Em primeiro lugar, os campos científicos de investigação, tal como as linhagens biológicas, baseiam-se no que veio antes. Theodosius Dobzhansky disse a famosa frase que nada em biologia faz sentido exceto à luz da evolução, porque para compreender as características atuais dos organismos, ou como as espécies estão distribuídas no tempo e no espaço, temos de compreender a sua história evolutiva.

Para dar sentido às ideias da biologia evolutiva, precisamos de compreender de onde vieram essas ideias e o que as moldou. Em segundo lugar, muitas das ideias centrais surgem repetidamente ao longo da história deste campo, embora enquadradas por diferentes debates. Assim, uma das melhores formas de compreender as ideias-chave da macroevolução é ver como as ideias foram remodeladas ao longo da história, à medida que novos dados são recolhidos e hipóteses são reconsideradas.

O que se segue não é um cronograma abrangente para o desenvolvimento da biologia evolutiva. Em vez disso, é um relato breve e seletivo que destaca algumas ideias-chave relevantes para a pesquisa contemporânea em macroevolução e macroecologia. Por exemplo, ao longo da história da biologia evolutiva, tem havido uma tensão entre duas ideias alternativas – uma, que a mudança evolutiva acontece gradualmente por pequenos incrementos; o outro, grandes mudanças podem acontecer subitamente, através de grandes saltos – mas os termos sob os quais este debate foi conduzido mudaram com o tempo e com os dados disponíveis.

O mundo evoluído

A possibilidade de as espécies mudarem ao longo do tempo foi discutida durante séculos antes de Darwin. Muitos filósofos reconheceram evidências de mudanças biológicas, tais como a modificação de variedades domésticas e a ocorrência ocasional de "monstruosidades" ou "esportes" (indivíduos nascidos com diferenças distintas, como dígitos extras). Por exemplo, Pierre Louis Maupertuis (1698-1759) desenvolveu ideias sobre hereditariedade e variação e fez um esboço do mecanismo da seleção natural. Erasmus Darwin (avô de Charles, 1731–1802) também considerou a descendência das espécies de um ancestral comum, incluindo a influência da escolha do parceiro e da competição.

Mas como surgiram novas espécies e como se adaptaram a diversos modos de vida? O grande naturalista francês Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) (Figura 1.1) tentou responder a essas questões desenvolvendo uma teoria da transformação das espécies. Sua experiência na classificação de plantas e animais o levou a declarar que quanto mais se examinava detalhadamente o mundo natural, mais difícil era traçar limites claros entre variedades e espécies. Ele explicou este continuum de biodiversidade como o resultado da transformação contínua das espécies: os organismos tinham um impulso inato para aumentar a perfeição e a complexidade, desenvolvendo novos hábitos e características novas em resposta ao seu ambiente. A teoria evolucionista de Lamarck era de mudança contínua e incremental.

A teoria de Lamarck do melhoramento contínuo das espécies foi rejeitada por muitos naturalistas como especulativa e não apoiada por evidências. A rejeição desta teoria evolucionista específica lançou uma sombra sobre outras tentativas de desenvolver uma teoria de transmutação de espécies. Duas razões principais para a rejeição da hipótese de mudança evolutiva de Lamarck foram a aparente falta de evidências de estados intermediários entre as espécies e a ausência de um mecanismo plausível para mudanças consistentes ao longo das gerações. As respostas para ambas as críticas

Machine Translated by Google

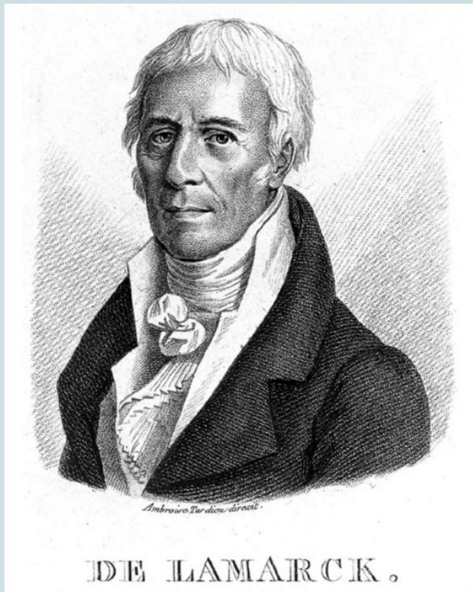


Figura 1.1 Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de la Marck (mais conhecido como Lamarck).
Lamarck foi um naturalista talentoso que publicou sobre botânica e classificação de invertebrados, e foi elogiado por Thomas Henry Huxley por ter "possuído um maior conhecimento das formas de vida inferiores do que qualquer homem de sua época, sem exceção de Cuvier, e era um bom botânico para boot'.12 A teoria da evolução de Lamarck, publicada na sua *Philosophie Zoologique* em 1809, só foi traduzida para o inglês em 1914, pelo que muitos biólogos de língua inglesa só conheceram o seu trabalho através da descrição pouco elogiosa da teoria feita por Sir Charles Lyell. Lyell ficou profundamente preocupado com a inclusão dos humanos por Lamarck em sua teoria da transformação das espécies e ridicularizou o conceito de Lamarck de que os humanos evoluíram gradualmente a partir dos orangotangos.
Após a publicação de *A Origem das Espécies,* Lyell escreveu a Darwin que "Quando cheguei à conclusão de que, afinal de contas, seria demonstrado que Lamarck estava certo, que deveríamos "ir até o fim", reli seu livro. , e lembrando-me de quando foi escrito, senti que lhe tinha feito uma injustiça'.13 Hoje muitas pessoas associar o nome de Lamarck à ideia de herança de características adquiridas, mas esta ideia era comum entre os naturalistas (incluindo Charles Darwin) até o início do século XX.

Foto da Wellcome Library, Londres, via Wikimedia Commons (licença CC4.0). Imagens Wellcome http://wellcomeimages.org Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet Lamarck. Gravura pontilhada de A. Tardieu, 1821, segundo J. Boilly.

viria em grande parte do estudo da geologia.
Lamarck estudou geologia e descreveu a diversidade fóssil, mas fez muito pouco uso de evidências fósseis para expor as suas ideias evolucionistas. Mas, no século que se seguiu à publicação das ideias de Lamarck, o desenvolvimento da geologia como disciplina científica não só forneceu provas da mudança na biodiversidade ao longo do tempo, mas também lançou as bases para uma explicação mecanicista dessa mudança biótica.

Fósseis revelam a história do mundo vivo

Fósseis foram descobertos ao longo da história, em muitas partes diferentes do mundo, mas a interpretação desses objetos variou amplamente.
Embora nos pareça óbvio agora que os fósseis são restos de espécies há muito desaparecidas de épocas passadas, a antiguidade dos fósseis pode não ser aparente para alguém que ainda não saiba que o mundo natural tem uma longa história de mudanças. Em vez disso, os fósseis eram por vezes interpretados como "desportos" da natureza, formados como resultado de algum processo geológico desconhecido, como um fluido petrificante que transformava matéria viva em pedra.

No entanto, os fósseis foram por vezes interpretados como reveladores de uma mudança na composição biológica de uma área ao longo do tempo. Por exemplo, Shen Kuo (ÿÿ, 1031-1095) usou o seu estudo de formas fossilizadas para sugerir que as distribuições das espécies tinham mudado em resposta a uma mudança gradual no ambiente. Ele percebeu que a presença de bambu fossilizado numa região muito distante da sua distribuição contemporânea poderia indicar uma mudança no clima ao longo do tempo, e que as conchas marinhas encontradas em depósitos no alto das montanhas eram uma evidência de que o mar tinha mudado de posição ao longo do tempo. Criaturas fossilizadas distintamente diferentes das espécies conhecidas eram algumas vezes tomadas como evidência da existência de

feras maravilhosas ainda não observadas vivas; por exemplo, os restos expostos de dinossauros ceratopsídeos no deserto de Gobi podem ter levado a histórias de grifos (leões alados com cabeça de águia) guardando as minas de ouro (Figura 1.2).1

Machine Translated by Google

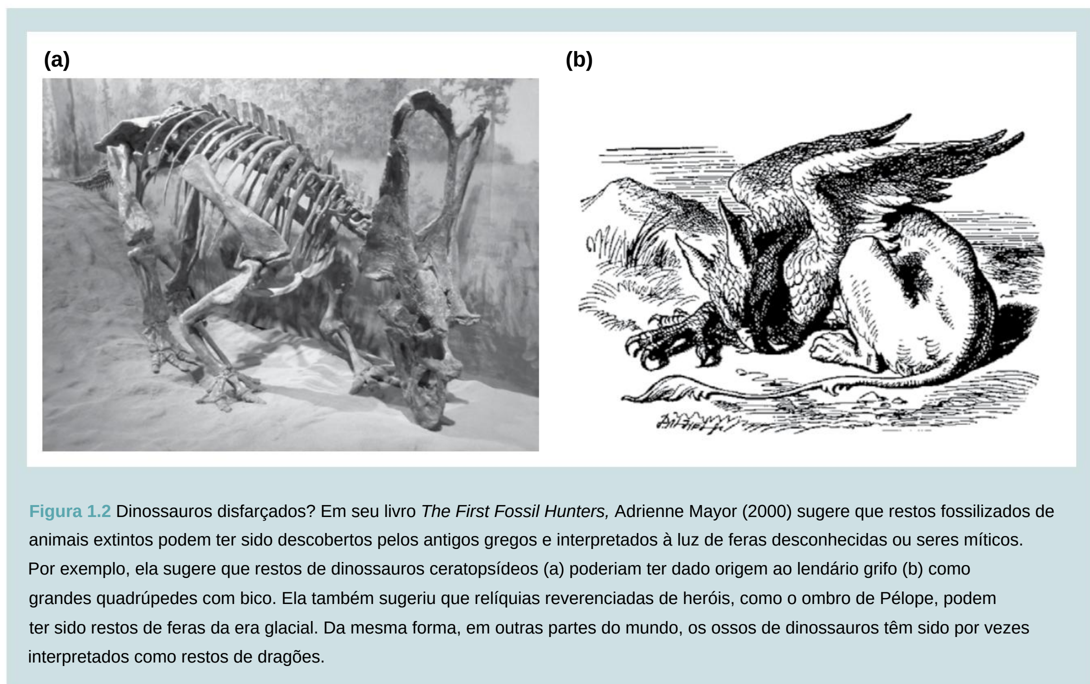


Figura 1.2 Dinossauros disfarçados? Em seu livro *The First Fossil Hunters,* Adrienne Mayor (2000) sugere que restos fossilizados de animais extintos podem ter sido descobertos pelos antigos gregos e interpretados à luz de feras desconhecidas ou seres míticos. Por exemplo, ela sugere que restos de dinossauros ceratopsídeos (a) poderiam ter dado origem ao lendário grifo (b) como grandes quadrúpedes com bico. Ela também sugeriu que relíquias reverenciadas de heróis, como o ombro de Pélope, podem ter sido restos de feras da era glacial. Da mesma forma, em outras partes do mundo, os ossos de dinossauros têm sido por vezes interpretados como restos de dragões.

Nas últimas décadas do século XVIII, o registo fóssil tornou-se cada vez mais bem estudado. O desenvolvimento da geologia como disciplina sistemática foi, pelo menos em parte, impulsionado pelo desenvolvimento económico. Era necessária uma abordagem sistemática ao estudo dos estratos geológicos para tornar a exploração dos recursos minerais menos aleatória.

A escavação de estradas e canais revelou estratos consistentes que poderiam ser correlacionados entre diferentes áreas. Não só as várias camadas rochosas podiam ser reconhecidas e correlacionadas na paisagem, mas cada camada era caracterizada por formas fósseis específicas, e quanto mais antigo o estrato, mais os fósseis dentro dele diferiam das espécies atuais.

A rápida expansão das coleções de fósseis em 1800 e o número crescente de geólogos profissionais e entusiastas de fósseis deram origem ao novo campo da paleontologia.

Um dos naturalistas mais influentes neste campo foi o zoólogo francês Georges Cuvier (1769-1832). Cuvier estudou as crescentes coleções de espécimes de animais no Museu de História Natural de Paris, reunidos em todo o mundo pela exploração, comércio e conquista (Figura 1.3). Ele desenvolveu os princípios da anatomia comparada, correlacionando partes do corpo entre diferentes espécies, para mostrar como espécies relacionadas eram essencialmente modificações das mesmas formas básicas. Suas habilidades eram de tal forma que ele poderia descrever uma espécie com um único osso, prevendo até mesmo seu modo de vida. Isso lhe permitiu reconstruir espécies até então desconhecidas, como preguiças gigantes e mastodontes, a partir de ossos fósseis.

Cuvier argumentou que esses animais representavam espécies extintas, uma vez que animais tão conspicuamente grandes nunca tinham sido vistos vivos. Assim Cuvier foi um dos primeiros cientistas a defender fortemente o processo de extinção. Além disso, Cuvier mostrou que a fauna que estudou nas rochas ao redor Paris era totalmente diferente das espécies vivas da região, demonstrando que faunas inteiras estavam extintas. Esta evidência convincente da extinção mostrou que o mundo biológico não era estático, mas tinha mudado dramaticamente ao longo do tempo, de tal forma que as espécies do passado eram de um tipo diferente daquelas encontradas vivas hoje.

Machine Translated by Google



Figura 1.3 Georges Cuvier atuou como diretor de Museu Nacional de História Natural de Paris, em início de 1800. As coleções de espécimes serviram como um poderoso banco de informações sobre biodiversidade para os pesquisadores, permitindo-lhes comparar a anatomia de muitas espécies, existentes e extintas. Este é um dos primeiros exemplos do poder da recolha de dados entre espécies para impulsionar avanços na investigação sobre biodiversidade. © Lindell Bromham.

O Capítulo 11 analisará a extinção e comparará as taxas de perda de espécies atuais com as do passado.

Cuvier explicou as mudanças dramáticas na biota mundial como resultado de revoluções ocasionais.

ções. Ele propôs que mudanças catastróficas no ambiente natural, como inundações ou mudanças repentinas no clima, exterminaram faunas inteiras.

As espécies locais foram extirpadas e depois substituídas pela migração de espécies de outros lugares, produzindo uma mudança repentina na fauna regional. Cuvier considerou que estas catástrofes passadas foram de uma magnitude ou tipo não testemunhado hoje; portanto a natureza da mudança biológica no passado era totalmente diferente da presente. Embora Cuvier não tenha visto nenhuma evidência de que as próprias espécies mudassem ao longo do tempo, ele usou a anatomia comparativa para demonstrar um padrão de progressão no registo fóssil, com os fósseis em estratos mais jovens sendo mais semelhantes às espécies vivas hoje. Ambas as ideias – extinções catastróficas e progressão biológica – foram inicialmente rejeitadas por um dos geólogos mais influentes de todos os tempos, Sir Charles Lyell (1797-1875).

Consideraremos o papel das evidências fósseis e das catástrofes na evolução quando examinarmos as extinções dos dinossauros no **Capítulo** 5.

Usando o presente para explicar o passado

“ *Nenhuma intervenção desnecessária do agente desconhecido* ”

ou hipotético **Charles Lyell** em uma carta a Charles Darwin, 29 de junho de 1856.

Lyell pretendia colocar o estudo da geologia em bases científicas sólidas. Seguindo os passos do geólogo pioneiro James Hutton (1726-1797), Lyell argumentou que os geólogos deveriam se esforçar para explicar os fenômenos usando apenas os processos que pudessem testemunhar em operação. Ele aplicou três regras básicas de raciocínio para explicar os fenômenos geológicos: primeiro, assumir que as leis básicas da natureza não mudaram ao longo do tempo; segundo, as explicações deveriam invocar apenas mecanismos que podemos testemunhar hoje; e terceiro, assumir que estas forças tinham a mesma força no passado e hoje. A doutrina de Lyell é melhor resumida pelo aforismo “o presente é a chave do passado”.

Lyell rejeitou explicações sobre as mudanças na Terra baseadas em catástrofes passadas de causa desconhecida.

Em vez disso, insistiu que os processos que podemos testemunhar hoje eram suficientes para explicar a formação de todas as características geográficas. A chuva que corrói os sedimentos nos rios desgastará gradualmente as montanhas. A água fluindo rio abaixo

Machine Translated by Google

acabará por esculpir um vale. A elevação que eleva a Terra em um metro poderia, em última instância, elevar uma montanha em graus. Para contrastá-la com o "catastrofismo", onde as mudanças passadas eram atribuídas a raros acontecimentos extraordinários de efeito devastador, esta doutrina da mudança contínua foi referida como "uniformitarismo", porque pressupunha a uniformidade dos processos que operavam ao longo do tempo. Contudo, o uniformitarismo não exige a rejeição de mudanças de grande magnitude ou rapidez. Por exemplo, o processo gradual de erosão de uma barreira natural ao longo do tempo poderia levar a uma inundação catastrófica que ocorreria num único momento terrível, quando a barreira fosse finalmente rompida.2

O uniformitarismo pode ser considerado tanto como uma declaração do processo natural e uma diretriz para o esforço científico. Não podemos voltar no tempo, portanto não podemos fazer observações diretas sobre eventos e processos passados. Os cientistas que desejam explicar a história da Terra só podem usar observações feitas nos dias de hoje, como documentar a distribuição atual das espécies, descobrir restos de criaturas há muito mortas em rochas expostas ou sequenciar os genomas de organismos vivos. A partir de observações feitas hoje, construímos explicações sobre eventos passados. Dado que não podemos observar directamente os processos que operaram no passado, precisamos de uma forma de identificar explicações plausíveis para a diversidade actual. Como devemos direcionar nossa imaginação?

E como distinguimos uma explicação científica de uma fantasia? A solução uniformitarista para este dilema é restringir as nossas explicações àquelas que assumem que as mesmas leis básicas de funcionamento se aplicavam no passado como são hoje. Se pudermos observar os mecanismos hoje, então poderemos considerá-los como contribuintes plausíveis para acontecimentos passados.

Lyell inicialmente relutou em aceitar que as espécies também estavam sujeitas a alterações ao longo do tempo geológico (ver Figura 1.1). Mas através da sua insistência em que o presente é a chave para o passado, Charles Lyell ajudou o desenvolvimento da biologia evolutiva moderna através da sua profunda influência sobre Charles Darwin (1809-1882). Darwin leu a obra-prima de três volumes de Lyell, *Princípios de Geologia,* em sua viagem de cinco anos ao redor do mundo no *Beagle.* Tal como Lyell desejava colocar a geologia numa base científica,

então Darwin criou a ciência da biologia evolutiva aplicando a abordagem de Lyell ao mundo vivo. O gradualismo darwiniano é o uniformitarismo aplicado ao mundo biológico. Baseando-se na variação observável nas populações vivas e nas possibilidades evidentes de sobrevivência e reprodução diferenciadas, Darwin invocou processos quotidianos para construir gradualmente mudanças evolutivas em grande escala.

Ele sugeriu que longos períodos de acumulação de pequenas mudanças hereditárias, cada uma das quais pode ser quase insubstancial, poderiam gerar novidade evolutiva e diversidade. Ao fazê-lo, ele fez o que ninguém tinha feito antes: forneceu um mecanismo plausível para a mudança evolutiva.

Evolução por seleção natural

Em meados do século XIX, a ideia de que o mundo biológico não era fixo, mas que tinha mudado ao longo do tempo, era um assunto de muita discussão, tanto entre os cientistas como entre os membros interessados do público. Na verdade, um livro científico popular e best-seller, *Vestígios da História Natural da Criação,* escrito e publicado anonimamente em 1844 pelo jornalista Robert Chambers (1802-

1871), descreveu a história da biosfera como moldada pela transformação e extinção, e afirmou que todas as espécies eram o produto da evolução. Os *Vestígios* foram desprezados por muitos cientistas respeitáveis da época como sensacionalistas e acríticos.

cal de afirmações questionáveis (como a geração espontânea de animais a partir de matéria inanimada), embora tenha inspirado outros a considerar seriamente a transformação de espécies (notadamente Alfred Russel Wallace). Embora tenha acumulado muitas evidências da evolução, o autor dos *Vestígios* não ofereceu nenhum mecanismo tangível para a transformação das espécies ao longo do tempo. Em vez disso, invocou a acção constante de leis universais não especificadas que promoveram a transformação das espécies.

A ideia de transformação das espécies ao longo do tempo geológico foi discutida durante décadas, mas o primeiro mecanismo observável para a mudança evolutiva foi fornecido por dois naturalistas talentosos que descreveram independentemente como o sucesso reprodutivo diferencial de indivíduos com doenças hereditárias

Machine Translated by Google

variações podem levar à geração de novas espécies. Como Darwin, Alfred Russel Wallace (1823–1913) baseou-se em comparações com a seleção artificial, além de observações do mundo natural conduzido ao longo de muitos anos de trabalho de campo na América do Sul e no Sudeste Asiático. Wallace também se inspirou na abordagem uniformitarista de Lyell e viu o potencial para "progressão, em passos minuciosos, em várias direções, mas sempre controlada e equilibrada pelas condições necessárias", e que a acumulação gradual daquelas variações que aumentavam as chances de sobrevivência na luta pela existência poderia, em última análise, explicar "todos os fenómenos apresentados pelos seres organizados, a sua extinção e sucessão em eras passadas, e todas as modificações extraordinárias de forma, instinto e hábitos que eles exibem".3

Wallace escreveu um manuscrito delineando sua teoria da evolução enquanto coletava espécimes de história natural no arquipélago malaio, e depois o enviou por correio ao respeitado naturalista Charles Darwin. Sem o conhecimento de Wallace, Darwin chegou a uma conclusão semelhante a partir de sua própria opinião.

estudos de longa data do mundo natural e variedades domesticadas. Seus dois artigos foram apresentados juntos à Linnean Society de Londres em julho de 1858. Tanto Darwin quanto Wallace enfatizaram que nasceram muito mais indivíduos do que aqueles que poderiam sobreviver e se reproduzir, então qualquer indivíduo com uma ligeira vantagem teria uma chance maior de contribuir para a próxima geração. Ambos também consideraram que esta mudança nas características de uma população ao longo das gerações levaria, ao longo do tempo, à divergência entre as populações, de tal forma que as espécies que ocorrem naturalmente seriam descendentes, tal como as variedades, de outras espécies. Tal como Lamarck, Darwin e Wallace sugeriram que muitas vezes não havia uma linha divisória clara entre as espécies, mas sim uma gradação contínua de diferenças entre variedades, raças, subespécies e espécies. Mas, como Wallace apontou em seu artigo de 1858, o princípio da seleção natural tornou desnecessárias as tentativas de Lamarck de explicar o padrão em termos de alguma força vital: a mudança aconteceria simplesmente como resultado da variação entre indivíduos influenciando suas chances de sucesso. sucesso na "luta pela existência".

A origem das espécies

No ano seguinte, Charles Darwin publicou um esboço da teoria em que vinha trabalhando há mais de duas décadas, sob o título *Sobre a origem das espécies por meio da seleção natural ou a preservação das raças favorecidas na luta pela vida.* Darwin usou padrões de distribuição de espécies no tempo (paleontologia) e no espaço (biogeografia) para sugerir que as espécies foram modificadas gradual e continuamente ao longo de longos períodos de tempo. Espécies semelhantes tendiam a se agrupar no espaço; as áreas vizinhas continham frequentemente espécies relacionadas; e as espécies adequadas a habitats específicos nem sempre são encontradas nos mesmos habitats noutros continentes. Espécies semelhantes também tendem a se agrupar no tempo; as espécies fósseis tendem a ser mais semelhantes àquelas encontradas em estratos adjacentes do que àquelas em estratos mais amplamente separados. Darwin afirmou que o registro fóssil carrega

testemunho do contínuo aparecimento e desaparecimento de espécies, de tal forma que a renovação da biodiversidade não se limitou a catástrofes ocasionais em que faunas inteiras foram removidas e substituídas.

Ao contrário de trabalhos anteriores sobre evolução, como *Zoologia Filosófica* e os *Vestígios de Lamarck, A Origem* de Darwin não dependia de forças invisíveis para impulsionar a transformação das espécies ao longo do tempo. Ele argumentou que poderíamos ver o potencial de mudança nas espécies ao longo do tempo ao nosso redor. Por exemplo, um naturalista que visse pela primeira vez duas raças de pombos sofisticados provavelmente os chamaria de espécies diferentes, mas eles descendiam claramente de um único tipo ancestral **(Figura 1.4).** Darwin deu exemplos de variedades de plantas e animais que ocorrem naturalmente e mostrou que em muitos casos não havia distinção clara entre variedades, raças e espécies. Este padrão poderia ser explicado se as variedades naturais fossem, tal como as variedades nacionais, produtos de descendência. Se diferenças tão grandes na aparência e no comportamento pudessem ser produzidas em poucos séculos, não poderia um período de tempo muito mais longo produzir espécies distintamente diferentes? Mas, no mundo natural, o que substituiria o criador na seleção do plantel?

Darwin considerou as consequências da variação natural entre indivíduos na natureza

Machine Translated by Google



Figura 1.4 "Acreditando que é sempre melhor estudar algum grupo especial, depois de deliberação, comecei a dedicar-me aos pombos domésticos".5 Darwin utilizou a criação de pombos para ilustrar os importantes princípios da sua teoria da descendência com modificações. Ele apresentou evidências de que as imensamente variadas raças modernas eram todas descendentes do pombo selvagem (centro). A partir de conversas com criadores de pombos, concluiu que os criadores selecionavam, consciente ou inconscientemente, plantéis que apresentavam ligeiras variações que os distinguiam dos demais. Ao longo de gerações de criação seletiva, as diferenças entre as raças tornaram-se cada vez mais pronunciadas até que formas com formas e comportamentos distintos foram produzidas, como (de cima, no sentido horário) o leque, o copo de face curta, a barra, o babado, o trompetista, o transportador inglês, o jacobino, scandaroon, pouter, turbit e freira. Todas essas são raças que o próprio Darwin mantinha em Down House.

populações. Através de estudos exaustivos, ele foi capaz de fornecer evidências de que a maioria das características variava até certo ponto dentro das populações naturais e que nenhum indivíduo era exatamente igual. Ele propôs que, como resultado destas diferenças que ocorrem naturalmente, alguns teriam maior probabilidade de sobreviver e reproduzir-se do que outros. Os descendentes dos indivíduos bem-sucedidos podem herdar as características favoráveis dos seus pais e, portanto, também ter uma vantagem sobre outros membros da população. Por este significa que características hereditárias que melhoram a sobrevivência e a reprodução aumentariam em frequência na população. Desta forma, Darwin ilustrou como uma população poderia potencialmente sofrer mudanças impulsionadas por nenhuma outra força além de uma variação que ocorre naturalmente entre os indivíduos e que afeta suas vidas.

chances de reprodução.

Examinaremos atentamente a seleção natural no **Capítulo 2,** quando considerarmos a origem da vida.

Pontos chave

- A mudança evolutiva na biosfera ao longo do tempo tem sido discutida há séculos.
- Darwin e Wallace forneceram o primeiro mecanismo plausível para a mudança evolutiva, utilizando observações de variedades selvagens e domesticadas, combinadas com informações sobre biogeografia e evidências fósseis, para defender a mudança gradual contínua através do aumento da representação de variações hereditárias favoráveis.

O caso do gradualismo darwiniano

Darwin virou a maré da opinião científica em favor da evolução. Quando a sexta edição da *Origem* foi publicada, em 1872, Darwin podia afirmar que "quase todos os naturalistas admitem o grande princípio da evolução". Mas o seu argumento a favor da aplicação dos princípios uniformitaristas de Lyell para explicar a mudança evolutiva não foi tão amplamente aceite. Tal como Lyell, Darwin propôs que os processos que podemos testemunhar hoje (a produção contínua de variações hereditárias nas populações e a "luta pela existência" em que algumas variantes são mais bem sucedidas do que outras) eram suficientes para explicar as grandes mudanças do passado (a divergência de espécies distintas do estoque ancestral). A sua ideia revolucionária era que as mudanças modestas que podemos observar ao nível da população poderiam gradualmente acumular-se ao longo de vastos períodos de tempo para

Machine Translated by Google

produzem diferenças substanciais entre espécies, gêneros, classes e até reinos. É importante reconhecer que o "gradualismo" se refere à mudança cumulativa em muitas etapas e não implica necessariamente uma taxa constante de mudança.

A explicação uniformitarista de Darwin – de que processos observáveis a nível populacional (microevolução) eram tudo o que era necessário para explicar os tipos e distribuições das espécies no espaço e no tempo (macroevolução) – não conseguiu convencer nem mesmo alguns dos seus mais ferrenhos defensores. Algumas objeções surgiram de limitações contemporâneas no conhecimento de conceitos-chave, como os princípios da hereditariedade. Por exemplo, alguns críticos questionaram a eficácia da selecção natural para produzir mudanças permanentes nas populações, sugerindo que as variantes recentemente surgidas seriam diluídas através do cruzamento.

Mas outras críticas foram mais substantivas, particularmente aquelas que destacaram as dificuldades em provar que os processos que podemos testemunhar hoje são responsáveis por todas as mudanças no passado, sem necessidade de invocar quaisquer mecanismos adicionais.
Por exemplo, Thomas Henry Huxley (1825-1895), conhecido como o "buldogue de Darwin" pela sua defesa combativa da teoria da evolução de Darwin, permaneceu agnóstico quanto ao poder da selecção natural, alegando que ninguém ainda tinha provado que o mecanismo de Darwin da evolução a acumulação gradual de variação dentro das populações poderia de fato produzir todas as características do mundo natural:

> Não há culpa a ser encontrada no Sr.
> método de win, então; mas é outra questão se ele cumpriu todas as condições
> imposta por esse método. Está satisfatoriamente provado, de fato, que as espécies podem ser originadas por seleção? que existe algo chamado seleção natural? que nenhum dos fenômenos exibidos pelas espécies é inconsistente com a origem das espécies desta forma? Se estas questões puderem ser respondidas afirmativamente, a visão do Sr. Darwin passa da categoria de hipóteses para a das teorias comprovadas; mas, enquanto as evidências atualmente apresentadas não conseguirem reforçar essa afirmação, tanto tempo, em nossas mentes, a nova doutrina deve se contentar em permanecer entre as primeiras - uma doutrina extremamente valiosa e no mais alto grau provável, doutrina, na verdade a única hipótese existente que vale alguma coisa do ponto de vista científico; mas ainda uma hipótese, e ainda não a teoria das espécies.4

A natureza pode dar saltos?

Grande parte da controvérsia sobre a hipótese de Darwin, naquela época e agora, dizia respeito à sua insistência no efeito cumulativo de pequenas mudanças. Darwin propôs que a selecção natural era o principal motor da mudança evolutiva, mas não afirmou que fosse o único mecanismo, e reconheceu o potencial para mudanças a nível populacional devido ao acaso (agora referida como deriva genética). .

Mas Darwin argumentou firmemente que todas as características herdadas dos organismos, sem exceção, eram o produto da acumulação gradual de pequenas mudanças ao longo de muitas e muitas gerações. A insistência de Darwin em que *natura non facit saltum* (a natureza não dá saltos) surgiu do seu compromisso com a abordagem lyelliana da explicação científica.

Assim como foi para Lyell, era importante para Darwin que ele não precisasse invocar quaisquer mecanismos desconhecidos para explicar as características naturais: "Se pudesse ser demonstrado que existia qualquer órgão complexo, que não poderia ter sido formado por numerosas, sucessivas e leves modificações, minha teoria ruiria totalmente. Mas não consigo descobrir tal caso.'5 Darwin demonstrou que os indivíduos dentro

as populações variavam de muitas maneiras e forneceram evidências de que havia uma "luta pela existência" porque nasceram mais indivíduos do que sobreviveram
até a idade adulta ou reproduzido. Ao basear a sua teoria da mudança evolutiva na propagação diferencial destas variações sempre presentes, Darwin forneceu uma hipótese para a descendência com modificação que se baseava apenas em fenómenos observáveis.

Dado que a hipótese de Darwin de uma mudança evolutiva gradual se baseava na presença constante de variações hereditárias nas populações, baseava-se criticamente na frequência e no tipo de mutações que surgiam nas populações naturais. Portanto, o desenvolvimento da genética no início de 1900 foi de importância crítica para o amadurecimento da biologia evolutiva. No entanto, embora os primeiros geneticistas estivessem amplamente convencidos

Machine Translated by Google

da realidade da evolução, muitos não aceitaram o mecanismo proposto por Darwin. A selecção natural poderia claramente fazer com que mutações deletérias desaparecessem das populações, uma vez que os seus portadores não conseguiam sobreviver ou reproduzir-se. Mas será que novas espécies poderiam surgir simplesmente através da acumulação de pequenas variações vantajosas? Havia poucas evidências disponíveis que sugerissem que sim, e muitos argumentos foram apresentados contra o poder da seleção natural de gerar novas espécies. Se a seleção operava apenas com base na variação presente nas populações, então como surgiram novos personagens que permitiram a evolução?

criação de uma nova espécie adaptada a um modo de vida diferente? Como as espécies são normalmente separadas por diferenças distintas e não podem cruzar-se para formar híbridos viáveis, muitos biólogos previram que as espécies devem formar-se por "saltos" descontínuos, em vez de pela acumulação constante de pequenas variações.

Um dos proponentes mais declarados de uma visão alternativa da evolução foi William Bateson

(1861–1926), um dos geneticistas pioneiros que colocou a herança mendeliana no centro das atenções nas primeiras décadas do século XX. Enquanto Lamarck e Darwin enfatizaram casos em que houve variação contínua entre variedades e espécies, Bateson afirmou que estes casos eram minoria e que a maioria das espécies estava separada por variação descontínua, sem formas transicionais conhecidas. Como a maioria das diferenças entre

as espécies reconhecidas pelos naturalistas não estavam diretamente associadas à adaptação ao seu modo de vida particular, Bateson duvidou que a seleção natural pudesse explicar a formação de novas espécies. Se a evolução de novas espécies se baseasse em diferenças entre indivíduos, então Bateson esperava dois tipos de variação: pequenas diferenças entre indivíduos

indivíduos dentro das populações e mutações discretas que poderiam formar a base de novas espécies.

Devido à ênfase na mutação como força primária que impulsiona a evolução, esta visão da evolução é comumente referida como mutacionismo, para contrastá-la com o gradualismo que explicava a formação de espécies através da acumulação contínua de pequenas variações, sempre presentes nas populações.

As duas escolas de pensamento diferiam na sua visão da variação hereditária que impulsionou a evolução.

mudar. Os defensores da hipótese darwiniana da evolução gradual tendiam a enfatizar que a mutação era aleatória, onipresente e contínua.

Os mutacionistas, por outro lado, enfatizaram a recorrência descontínua de mutações específicas que poderiam dar origem a novas espécies sem a necessidade de seleção natural. Os mutacionistas não

negava que a seleção ocorresse, mas duvidava que ela pudesse desempenhar o principal papel criativo na evolução. Em outras palavras, os mutacionistas sentiram que havia dois processos evolutivos separados: os processos microevolutivos que resultaram em flutuações na frequência de variantes menores dentro das populações e na remoção de mutações prejudiciais, e os processos macroevolutivos que resultaram na formação de novas espécies.

Consideraremos explicações evolutivas baseadas em grandes mudanças descontínuas no **Capítulo 4,** quando examinarmos a "explosão cambriana" dos planos corporais dos animais.

Durante várias décadas, a biologia evolutiva consistiu em programas de investigação paralelos. Um deles, dominado por naturalistas, concentrava-se na variação dentro das populações naturais. Outra, defendida em grande parte por geneticistas, concentrava-se na geração de novas variantes substanciais que poderiam potencialmente formar a base de linhagens distintas. Além disso, muitos paleontólogos concentraram-se nas tendências direcionais do registro fóssil. Esses focos separados em diferentes aspectos da evolução levaram a uma espécie de divisão na forma como a biologia evolutiva era estudada, com alguns biólogos concentrando-se nas mudanças que poderiam ocorrer nas populações e outros na origem de novas linhagens. Seguindo a terminologia introduzida por Yuri Filipchenko (ÿÿÿÿ

Alexandrovich Filipchenko, 1882-1930), esses dois níveis ficaram conhecidos como microevolução

e macroevolução. Tal como Bateson, Filipchenko sentiu que as diferenças que separavam categorias sistemáticas superiores de seres vivos eram de um tipo diferente das variações encontradas dentro das populações e, portanto, explicar as origens dos táxons superiores não era simplesmente uma questão de extrapolar o nível da população. processos em longos períodos de tempo.

Machine Translated by Google



O que você acha?

O desacordo entre selecionistas e mutacionistas refletia, em parte, diferentes atitudes em relação à ciência: as mutações podiam ser geradas e observadas em laboratório, enquanto o papel da seleção natural na formação de novas espécies é inferido em vez de diretamente testemunhado. Se não pudermos testemunhar a seleção natural criando espécies, ainda poderemos tratá-la como uma hipótese científica que pode ser testada? Poderemos algum dia provar a hipótese darwiniana de que novas espécies surgem da seleção de pequenas variantes acumuladas ao longo de longos períodos de tempo?

O retorno do darwinismo

No início da década de 1900, a evolução era amplamente aceite na comunidade biológica, mas a maioria dos biólogos não acreditava que a selecção natural fosse o principal mecanismo para a mudança evolutiva.
Contudo, nas décadas de 1920 e 1930, diversas linhas de investigação começaram a inverter a maré da opinião, demonstrando que a selecção natural tinha o poder de criar mudanças substanciais ao longo do tempo, simplesmente ao favorecer ligeiras variantes presentes nas populações.

Os experimentalistas, trabalhando em organismos como a mosca da fruta *Drosophila,* desafiaram a visão anterior de que a mutação criava grandes mudanças ocasionais que poderiam resultar na formação de uma nova espécie. Em vez disso, foi sugerido que as mutações ocorrem com frequência, de forma estocástica; cada gene tem a chance de sofrer mutação a cada geração, portanto, com indivíduos suficientes e tempo suficiente, a produção de variação sobre a qual a seleção pode atuar é garantida. Além disso, essas mutações são aleatórias no que diz respeito à aptidão, não sendo afetadas por mudanças específicas no ambiente ou pelas necessidades do organismo. Como as mutações são essencialmente erros, geralmente são deletérias. Mas, por acaso, algumas mutações serão vantajosas, dependendo do ambiente em que ocorrem.

Esta visão do fornecimento contínuo de muitas novas mutações alimentou uma nova visão de seleção. A vários cientistas desenvolveram a estrutura matemática para compreender o destino das mutações nas populações. Esta estrutura genética populacional demonstrou que mesmo pequenas diferenças selectivas podem, dada uma população suficientemente grande e um número suficiente de gerações, levar à fixação de novas características numa população, ou a uma mudança direccional no valor médio de uma característica ao longo do tempo. Uma das figuras-chave no desenvolvimento da estrutura genética populacional para a biologia evolutiva foi RA Fisher (1890–1962). Fisher usou modelagem matemática para conciliar a genética mendeliana, que se concentrava na herança de características discretas, com estudos em nível populacional, que descreviam a variação contínua entre os indivíduos. Fischer mostrou que

mesmo pequenas modificações hereditárias que transmitissem vantagens seletivas muito pequenas poderiam ser acumuladas de forma constante nas populações sob seleção.

No entanto, estes modelos matemáticos teriam sido de valor limitado se não tivesse sido demonstrado que os processos que descreveram poderiam ocorrer em populações naturais. Um dos argumentos levantados contra a teoria evolucionista foi que as mutações estudadas pelos geneticistas eram produções artificiais de laboratório, que produziam indivíduos estranhos e infelizes, com chances reduzidas de sobreviver para se reproduzir. Sergei Chetverikov (ÿÿÿÿÿ ÿÿÿÿÿÿÿÿ ÿÿÿÿÿÿÿÿÿÿ, 1880–1959) demonstraram a onipresença da variação natural na natureza através de amostras de indivíduos de populações naturais de moscas-das-frutas *(Drosophila).* Quando cruzadas em laboratório, essas moscas revelaram números surpreendentemente elevados de características hereditárias variáveis. Chetverikov concluiu que as mutações acumulam-se constantemente nas populações, de modo que praticamente todos os indivíduos são portadores de variantes hereditárias.6 O acasalamento aleatório redistribui essa variação entre os indivíduos a cada geração. A seleção, por outro lado, reduz a variação ao remover mutações deletérias e promover variações vantajosas até que substituam características alternativas na população.
A divisão de uma população em subpopulações isoladas impulsiona a diversificação, porque diferentes mutações serão fixadas em cada população.

Através de observações cuidadosas de populações selvagens, os biólogos de campo foram capazes de demonstrar que a variação hereditária entre indivíduos em populações naturais

Machine Translated by Google

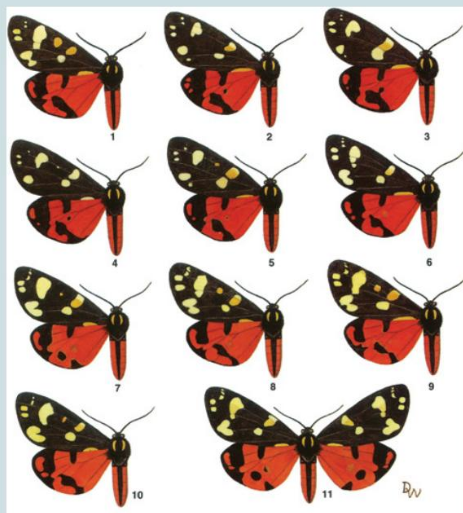


Figura 1.5 Populações de mariposas-tigre escarlate *(Callimorpha dominula)* que voam durante o dia e que vivem em Cothill, Oxfordshire, têm desempenhado um papel importante nos debates em torno da influência relativa da seleção e chance nas frequências alélicas. Para testar as previsões teóricas dos modelos genéticos populacionais no campo, os investigadores precisavam de estudar o destino dos alelos em populações de tamanho conhecido, mas estimativas fiáveis do tamanho da população são raras. As mariposas tigre escarlate forneceram um caso de teste ideal porque têm uma geração por ano, os adultos conspícuos são ativos durante o dia por um curto período no verão e são polimórficos, diferindo na cor e no número, tamanho e posição das manchas coloridas. nas asas. Estas populações têm sido monitorizadas há mais de 60 anos, tornando este um dos estudos de história natural mais antigos.14

Denis F. Owen e Cyril A. Clarke (1993) 'O polimorfismo medionigra na mariposa, *Panaxia dominula* (Lepidoptera: Arctiidae): uma reavaliação crítica', *Oikos.* 67: 393–402. Republicado com permissão de John Wiley and Sons, Inc. Ilustração de Derek Whiteley.

poderia influenciar a sobrevivência. Por exemplo, foi demonstrado que a variação na cor e nos padrões de faixas nos caracóis estava correlacionada com o ambiente em

onde os caracóis foram encontrados e que esses padrões afetaram a chance de um caracol ser comido por pássaros.
Os resultados de experimentos de campo como esses foram combinados com as previsões da genética populacional para mostrar que a seleção natural era um fenômeno natural comum.

fenômeno. Por exemplo, RA Fisher trabalhou com um dos fundadores da genética ecológica, EB Ford (1901–1988), para registrar meticulosamente o número de morfologias diferentes dentro de uma única população de mariposas em Oxfordshire, com o objetivo de demonstrar que as frequências alélicas flutuam em na natureza, e que essas flutuações são muito maiores do que seria

esperado apenas sob amostragem aleatória (Figura 1.5).

Durante a primeira metade do século XX, cresciam as evidências de que a variação era gerada continuamente nas populações e que, dado um número suficientemente grande de indivíduos e tempo suficiente, essas diferenças poderiam acumular-se para fazer uma diferença mensurável nas características. de um

população. Estes estudos estabeleceram a plausibilidade da hipótese de Darwin de que a acumulação de pequenas variações nas populações poderia levar a mudanças evolutivas em grande escala. Esta visão genética populacional da evolução lançou as bases para um retorno ao darwinismo. Os biólogos não apenas abraçaram a máxima de Darwin de que a evolução funcionou

através da acumulação de variações pequenas e sempre presentes, eles viam cada vez mais a selecção natural como a principal força impulsionadora da mudança evolutiva.

Pontos chave

- Embora Darwin tenha convencido os cientistas de que o mundo vivo tinha sido produzido pela evolução, o seu mecanismo de mudança proposto não foi amplamente aceite até ao século XX.
- Experimentos de laboratório mostraram que novas variações hereditárias surgiam espontaneamente e podiam ser selecionadas.
- Modelos matemáticos mostraram que muta- As situações com uma pequena vantagem selectiva poderiam aumentar em frequência e tornar-se fixas numa população.
- As observações de campo mostraram que as variações entre indivíduos em populações naturais fizeram diferença nas suas hipóteses de sobrevivência e reprodução na natureza.

Machine Translated by Google

A síntese moderna

"*Foi neste período, imediatamente anterior à [primeira guerra mundial], que a lenda da morte do darwinismo ganhou popularidade. Os factos do Mendelismo pareciam contradizer os factos da paleontologia, as teorias das mutações não se enquadravam nas visões weismannianas de adaptação, as descobertas da embriologia experimental pareciam contradizer as teorias recapitulatórias clássicas do desenvolvimento. Os zoólogos que se apegavam às visões darwinianas eram desprezados pelos devotos das disciplinas mais recentes... As facções opostas reconciliaram-se à medida que os ramos mais jovens da biologia alcançaram uma síntese entre si e com as disciplinas clássicas: e a reconciliação convergiu para uma visão darwiniana. tema*"

Julian Huxley (1942). *Evolução: A Síntese Moderna.* George Allen e Unwin.

Charles Darwin foi geólogo, sistemata, biólogo marinho, botânico, coleóptero, criador de pombos e muito mais. A amplitude do conhecimento de Darwin foi notável e os seus trabalhos são fortalecidos pelo recurso a muitas formas diferentes de provas que hoje seriam consideradas pertencentes a domínios profissionais distintos. Mas nas primeiras décadas do século XX, os biólogos dividiram-se cada vez mais em disciplinas distintas, como genética, embriologia, sistemática, paleontologia e ecologia. Cada uma dessas disciplinas abordou a biologia evolutiva a partir de uma perspectiva diferente. Os primeiros geneticistas mendelianos concentraram-se na produção de mutantes dramáticos, rejeitando a hipótese darwiniana de mudança por acumulação de pequenas variações hereditárias. Os biometristas, por outro lado, concentraram-se na mudança no valor dos caracteres contínuos ao longo do tempo e rejeitaram a visão mendeliana da herança particulada. Alguns paleontólogos usaram a observação de tendências direcionais ou mudanças de caráter em resposta às mudanças ambientais para rejeitar os mecanismos darwinianos, alegando que a mutação aleatória não poderia produzir uma resposta direcional sustentada. Muitos sistematas também minimizaram a importância da seleção natural, porque muitas das características que distinguiam as espécies e os táxons superiores não tinham um papel óbvio na adaptação das populações a diferentes nichos.

A "síntese moderna" da evolução contrariou esta tendência, reunindo as disciplinas e unindo-as sob um conjunto comum de pressupostos sobre o processo evolutivo: que a variação era continuamente gerada pela mutação; que a evolução ocorreu pela mudança gradual nas frequências dessas variantes genéticas nas populações ao longo do tempo; que o principal impulsionador desta mudança foi a seleção natural; e que este processo poderia explicar todas as mudanças evolutivas sem a necessidade de invocar tendências direcionais, "saltos" devidos a grandes mutações ou herança não mendeliana.

A premissa unificadora era que os processos microevolutivos observáveis eram suficientes para explicar todos os padrões macroevolutivos.

A síntese moderna abraçou o darwinismo, codificado numa estrutura genética populacional. As teorias baseadas na herança de características adquiridas ou forças vitalistas foram totalmente rejeitadas.

E à medida que a síntese moderna ganhava impulso, foi marcada por uma aceitação crescente de que processos populacionais observáveis – mutação, migração, seleção, deriva – poderiam explicar todas as mudanças evolutivas. Estes processos foram invocados como explicações evolutivas, mesmo que não pudessem ser observados diretamente, alinhando mais uma vez a biologia evolutiva com os princípios uniformitaristas de que as mudanças passadas deveriam ser explicadas utilizando processos que ocorrem no presente. Mais especificamente, a visão sintética era marcada pela confiança de que a seleção natural era, como supôs Darwin, o principal motor da mudança evolutiva.8

Por exemplo, o paleontólogo George Gaylord Simpson (1902–1984) reexaminou um exemplo clássico de uma tendência fóssil linear – a evolução dos cavalos – e reinterpretou-o como diversificação devido à resposta seletiva de um conjunto de caracteres às mudanças nas condições ambientais. e competição para explorar recursos novos e existentes.

Considerando a evidência paleontológica não apenas como uma série temporal, mas também num contexto biogeográfico e ambiental, a mudança nas características ao longo do tempo pode ser vista como o resultado da evolução das populações ao longo da paisagem, em resposta e alterando o ambiente. , e não apenas como linhagens únicas passando por mudanças direcionais ao longo

Machine Translated by Google

tempo. Simpson enfatizou que diferentes linhagens responderiam em ritmos e modos diferentes, dependendo das circunstâncias. Os padrões no registo fóssil, tais como lacunas na continuidade da mudança, foram interpretados utilizando princípios genéticos populacionais, tais como a rápida evolução em pequenas populações devido à deriva genética. O trabalho de Simpson serviu para enfatizar que um compromisso com o gradualismo darwiniano (mudança contínua através de muitos pequenos passos) não implicava uniformidade na taxa de mudança evolutiva através do espaço, do tempo e das linhagens.

A evolução dos cavalos fornecerá um estudo de caso conveniente para considerarmos as tendências evolutivas ao longo do tempo no **Capítulo** 3.

A síntese moderna também serviu para destacar as áreas de maior ignorância. Reconheceu-se que, tal como a falta de compreensão da genética impediu o progresso da teoria evolucionista nos dias de Darwin, o conhecimento imperfeito dos processos de desenvolvimento (expressão da informação genética e a forma como é influenciada pelas condições ambientais) foi um sério impedimento para a compreensão da evolução. E embora a síntese moderna tenha unido os biólogos em torno de um compromisso comum com os princípios darwinianos, a possibilidade de que outros mecanismos além da seleção natural

poderia moldar a evolução não poderia ser descartada.7

A visão do gene sobre a evolução

A síntese moderna alinhou muitos campos que anteriormente trabalhavam tangencialmente. Também marcou o movimento em direção a uma abordagem mais quantitativa da biologia evolutiva. A paleontologia sintética de Simpson fornece um bom exemplo disso, passando de uma descrição qualitativa de tendências ao longo do tempo para uma análise quantitativa de mudanças de caráter e comparação de números de espécies no espaço e no tempo. Também chamou a atenção para o

base genética subjacente da mudança, seja ela estudada diretamente ou simplesmente presumida. Este foco no gene foi rejeitado por alguns como um reducionismo inútil: se toda a evolução fosse uma mudança microevolutiva

nas frequências genéticas, onde ficou o estudo da macroevolução? Um desafio ainda maior surgiu ao colocar os genes no centro da teoria evolutiva: onde é que isso deixava o indivíduo?

A visão centrada no gene considerava a evolução em termos da competição entre alelos alternativos (variantes do mesmo gene) numa população, mediada através do seu efeito no fenótipo e no comportamento, e até mesmo o efeito desses alelos em outros indivíduos e no contexto mais amplo. ambiente.

A visão do gene era uma extensão natural da abordagem genética populacional à evolução, considerando o destino dos alelos alternativos numa população e perguntando quais aumentariam em frequência ao longo das gerações devido à seleção. Se um alelo específico tiver propriedades que aumentem a probabilidade de ser copiado para a próxima geração, então sua representação tenderá a aumentar na população até substituir todas as outras variantes. Qualquer "gene egoísta" que se reproduza às custas dos outros acabará por predominar.8

Ao concentrar-se no destino de alelos alternativos, em vez de indivíduos, esta visão lançou luz sobre algumas questões que eram misteriosas. Por exemplo, WD (Bill) Hamilton (1936–2000) demonstrou como o aparente altruísmo de criadores cooperativos como as abelhas melíferas, onde as operárias sacrificam a sua própria reprodução para criar a descendência das rainhas, poderia ser entendido em termos da reprodução relativa dos alelos. As abelhas operárias partilham os seus genes com as suas rainhas irmãs, pelo que um alelo que as faz ajudar a criar milhares dos seus descendentes pode aumentar em frequência através da seleção natural **(Figura 1.6).**

A visão do gene também deu origem a novas formas de considerar a ação da seleção nas populações. John Maynard Smith (1920–2004) introduziu o conceito de teoria dos jogos na biologia evolutiva, considerando como o sucesso de diferentes alelos em uma população poderia depender de 'estratégias' alternativas na população. Um exemplo clássico é a limitação do combate dentro da espécie a um nível não letal. Numa batalha entre homens por território, porque é que o conflito se assemelha a um ritual, como o bater de chifres, em vez de uma luta até à morte, infligindo ferimentos fatais? Em vez de terminar com um indivíduo recuando enquanto o outro afirma

Machine Translated by Google



Figura 1.6 As abelhas e outros insetos eussociais representavam um desafio ao darwinismo, tanto que Darwin se referiu ao problema como "uma dificuldade especial, que a princípio me pareceu insuperável e, na verdade, fatal para toda a minha teoria". Refiro-me às fêmeas castradas ou estéreis nas comunidades de insetos: por esses castrados muitas vezes diferem amplamente em instinto e em estrutura tanto dos machos quanto das fêmeas férteis e, ainda assim, por serem estéreis, não podem propagar sua espécie'.5 Se a grande maioria das abelhas são operárias que não se reproduzem, então como pode a abelha natural A seleção afeta a morfologia e o comportamento das abelhas operárias? Uma solução para este problema foi oferecida mais de cem anos depois pelo trabalho de Bill Hamilton sobre "aptidão inclusiva"15 (considerando a aptidão de um alelo em termos de indivíduos relacionados que compartilham o mesmo alelo). Hamilton considerou o destino dos alelos que causaram comportamento altruísta (ajudar os outros apesar dos custos para si mesmo). Ele argumentou que os parentes que ajudam, que provavelmente também herdaram o mesmo alelo, podem ser favorecidos pela seleção natural, desde que o benefício relativo para o destinatário *(b)* supere suficientemente o custo para o ajudante (c), ajustado ao seu grau. de parentesco (r), que reflete a chance de carregar o mesmo alelo. Isso pode ser escrito como *rb>c,* agora conhecido como lei de Hamilton.

vitória, por que o mais forte não mataria simplesmente o mais fraco, eliminando assim permanentemente a competição? Esta limitação da hostilidade foi muitas vezes explicada como sendo benéfica para a espécie como um todo, resolvendo a competição entre machos sem mortes desnecessárias em combate. Mas Maynard Smith e outros mostraram que uma "guerra limitada"

A estratégia poderia, em alguns casos, superar uma estratégia de agressão pura e simples. Sob certas condições, populações contendo uma mistura de indivíduos com diferentes estratégias poderiam persistir de forma estável sem que as "pombas" fossem extirpadas pelos "falcões". Dessas e de outras maneiras, a visão do gene enriqueceu o papel da seleção na formação da mudança evolutiva, levando a uma complicada série de resultados.

Esta visão da evolução reforçou a visão darwiniana visão de que a competição entre variantes hereditárias em populações (microevolução) pode levar a resultados complexos quando executada em longas escalas de tempo (macroevolução). A 'visão do gene' também levou ao esclarecimento de ideias sobre os níveis de seleção colocando em foco os requisitos básicos para a evolução de um sistema. Qualquer sistema que consista em entidades que tenham herdabilidade (os descendentes se assemelham aos pais) e variação no sucesso da cópia (algumas características herdáveis conferem maior probabilidade de replicação) levará a um acúmulo de variantes hereditárias.

que aumentam o sucesso da replicação. Esta formulação "universal" da evolução darwiniana permite-nos consideremos o modo como a seleção pode operar em diferentes níveis de organização biológica, incluindo não apenas o gene, mas também o genoma, o indivíduo, a população e a linhagem. Também nos permite considerar a aplicação de modelos evolutivos desenvolvidos em biologia a outros sistemas em evolução, tais como línguas, programas de computador e culturas.

Diferentes perspectivas sobre os níveis de seleção - do gene à linhagem – será investigado no **Capítulo 7,** onde enfrentamos os desafios de explicar a evolução da reprodução sexual.

Teoria neutra

A estrutura genética populacional também levou ao surgimento de uma visão alternativa da mudança evolutiva que alguns inicialmente consideraram como "não darwiniana". A variação hereditária nas populações foi estudada principalmente pelo seu efeito no fenótipo (características observáveis dos indivíduos). Mas o desenvolvimento de novas técnicas moleculares permitiu aos biólogos considerar a variação ao nível dos genes e das proteínas. E o que eles viram foi inicialmente chocante. Quase todas as proteínas variaram entre os indivíduos de uma população. Se toda essa variação estivesse sob seleção, então normalmente deveria haver apenas

Machine Translated by Google

uma variante era a versão mais adequada e, portanto, todas as outras deveriam estar em desvantagem reprodutiva e, portanto, em frequência decrescente. Dados os níveis de variação observados, poucos indivíduos teriam a variante mais adequada de todos os genes, sugerindo que as populações seriam sobrecarregadas com uma carga genética intolerável, reduzindo a aptidão média.

Mas o excesso de variação genética poderia ser explicado se a maioria das variantes observadas fossem seletivamente neutras, de modo que não fizesse nenhuma diferença na aptidão qual variante do gene um indivíduo carregava. Neste caso, como Darwin reconheceu, a frequência das variantes neutras flutuaria aleatoriamente ao longo das gerações e, ocasionalmente, poderia perder-se ou, por acaso, aumentar até substituir outras variantes na população. A teoria neutra foi rejeitada por muitos biólogos por fornecer pouca força explicativa para características além das variações de nucleotídeos no genoma. Mas, como veremos em capítulos posteriores, não só a deriva genética é agora considerada uma força importante que molda o genoma, como também se atribui cada vez mais aos processos neutros o poder de gerar padrões importantes na macroevolução e na macroecologia.

Consideraremos a evolução molecular neutra em **Capítulo** 6, quando examinamos o papel dos dados moleculares no teste de hipóteses macroevolutivas e macroecológicas.



Pontos chave

- A síntese moderna da biologia evolutiva reuniu diferentes disciplinas da biologia evolutiva através de um acordo de que os padrões evolutivos eram melhor explicados pela acumulação de pequenas variantes hereditárias, principalmente através da selecção natural.

- Com base na estrutura genética populacional da síntese moderna, a visão do gene reforçou a visão de que todas as mudanças evolutivas poderiam ser compreendidas em termos de acumulação de variações que estão presentes em todas as populações.

- Modelos matemáticos de genética populacional, combinados com observações empíricas de variação genética, levaram a um reconhecimento crescente da deriva genética como uma força na evolução.

Desafios ao gradualismo darwiniano

Essencialmente, todos os biólogos hoje concordam que todas as espécies descendem de outras espécies e que os processos microevolutivos de seleção e deriva de frequências alélicas dentro das populações levam a mudanças evolutivas ao longo do tempo. E a maioria dos biólogos concorda com Darwin que os padrões macroevolutivos na biodiversidade são gerados por mudanças microevolutivas nas frequências alélicas nas populações. No entanto, a hipótese de Darwin – de que os processos microevolutivos são tudo o que precisamos para explicar a evolução da biodiversidade – tem sido questionada desde o momento em que foi proposta até aos dias de hoje. Os desafios a esta doutrina vieram de dois campos em particular: paleontologia e biologia do desenvolvimento.

O equilíbrio pontuado, proposto por dois paleontólogos no início da década de 1970, foi um dos desafios mais proeminentes ao gradualismo darwiniano.
Stephen Jay Gould (1941–2002) e Niles Eldredge (n. 1943) sugeriram que o registro fóssil não mostrava transições de mudança contínuas e graduais, como previsto pelo gradualismo darwiniano. Em vez disso, novas espécies frequentemente apareciam repentinamente e depois permaneciam inalteradas por longos períodos. Embora Darwin tenha atribuído a falta de fósseis transicionais à imperfeição do registo fóssil, Gould e Eldredge atribuíram estas transições abruptas a um processo desigual de mudança evolutiva.

Eles propuseram que a maioria das espécies se formou em pequenas populações isoladas que passaram por rápidas mudanças evolutivas. Como as espécies começaram em populações pequenas e a taxa de mudança foi rápida, haveria pouca probabilidade de uma forma transicional ser representada no registo fóssil. Uma vez que uma espécie fosse estabelecida e a população crescesse, ela sofreria muito poucas mudanças evolutivas. Então, todos nós

Machine Translated by Google

veríamos no registro fóssil que as espécies permaneceriam inalteradas por longos períodos, seguidas pelo súbito aparecimento de uma nova espécie relacionada sem qualquer evidência de formas de transição sendo preservadas.

Um mecanismo proposto para mudanças morfológicas rápidas na especiação é através de mudanças no desenvolvimento. Desenvolvimento é o processo pelo qual uma única célula se divide repetidamente para dar origem a um organismo multicelular com muitos tipos de células diferentes, modulados através de diferenças na expressão genética entre linhas celulares. Cada célula tem a mesma informação genética, pelo que a diferenciação depende da regulação da acção genética, com diferentes genes activados em diferentes tecidos em momentos diferentes. Mutações em

sequências reguladoras de genes podem resultar em alteração da expressão gênica. Uma única alteração mutacional numa sequência reguladora pode levar a uma grande alteração na morfologia, uma vez que todo um programa genético pode ser ligado ou desligado. Por exemplo, os genes reguladores especificam o desenvolvimento de diferentes segmentos corporais nas moscas da fruta, e alterações nestes genes reguladores podem resultar no crescimento de um par extra de asas ou numa mudança no posicionamento dos apêndices. Como mudanças dramáticas na morfologia podem ser causadas por uma única alteração genética, sugeriu-se que as alterações regulatórias desempenham um papel na evolução rápida.
Alternativamente, foi sugerido que a plasticidade do desenvolvimento retardará a taxa de divergência evolutiva na morfologia, evitando que pequenas alterações genéticas alterem o fenótipo. Assim, a evolução do desenvolvimento foi apresentada como um possível mecanismo para uma grande quantidade de mudanças em eventos de especiação, seguidos por períodos de estase.

O Capítulo 4 examina o papel dos genes do desenvolvimento em grandes mudanças macroevolutivas.

O surgimento da macroecologia

Além das mudanças nas características hereditárias (conforme estudado por biólogos de campo e agricultores) e da modificação da forma ao longo do tempo (conforme capturado em séries fósseis), o desenvolvimento da macroevolução dependeu fortemente da consideração de aspectos espaciais.

distribuições de espécies. Paralelamente ao desenvolvimento de métodos científicos para investigar o mundo natural, a exploração para fins comerciais, científicos ou de conquista alimentou a consciência de como a biodiversidade varia de região para região. Viajantes da Europa para postos coloniais e além coletaram espécimes de plantas e animais exóticos e escreveram relatos detalhados de história natural de suas viagens.

Estes viajantes globais contribuíram para o crescente campo da sistemática, a nomeação e classificação de espécies numa hierarquia aninhada – um corpo de conhecimento que mais tarde forneceria amplas evidências de descendência com modificação (ver Figura 1.5).

Assim como o estudo da macroevolução precedeu a invenção do termo (por Yuri Filipchenko na década de 1920), o estudo da macroecologia é muito anterior ao seu rótulo atual. Embora a macroecologia tenha sido apresentada pela primeira vez como uma abordagem distinta em 1989,9 o termo "macroecologia" foi frequentemente utilizado por outros autores já na década de 1960. No entanto, podemos dizer que a macroecologia como campo começou com cientistas que foram além da catalogação de espécies e começaram a examinar como a diversidade era distribuída, por que certas espécies eram encontradas em alguns lugares e não em outros, e como processos em grande escala poderiam gerar diferenças distintas. agrupamentos de espécies em diferentes partes do mundo. Alexandre von Humboldt (1769–

1859) foi um desses exploradores e pensadores. Com um entusiasmo incontrolável pela investigação científica e uma paixão pela exploração, Humboldt viajou muito pela Europa e pelas Américas **(Figura 1.7).**
Embora suas coleções de história natural fossem extensas, ele foi além da coleta e da classificação e começou a pensar sobre por que espécies de diferentes tipos eram distribuídas daquela maneira. Humboldt considerou a forma como a geografia e o clima moldaram a flora e a fauna de uma região e como os impactos humanos nos ecossistemas estavam a mudar rapidamente aspectos do clima e do ambiente.

Com as suas descrições evocativas de terras distantes, enfatizando as riquezas pouco conhecidas do mundo natural, e a sua abordagem holística para a compreensão da natureza, os livros de Humboldt foram uma inspiração para muitos outros naturalistas. O jovem Charles Darwin ficou cativado pelos relatos de Humboldt sobre suas viagens, que o inspiraram a empreender sua própria

Machine Translated by Google



Figura 1.7 Alexander von Humboldt e seu companheiro de viagem, o botânico Aimé Bonpland, na selva amazônica. Humboldt e Bonpland viajaram extensivamente pela América do Sul, incluindo uma ousada travessia dos Andes e uma tentativa de escalar o Chimborazo (então considerada a montanha mais alta do planeta). Eles viajavam por terra a pé e a cavalo, e ao longo de rios caudalosos de canoa (a certa altura, quando seus suprimentos acabaram, eles tiveram que subsistir com grãos de cacau selvagem). Os interesses científicos de Humboldt eram amplos e ele conduziu investigações em geologia, astronomia, geografia, botânica e zoologia. Ele reuniu todos esses aspectos em sua principal obra em vários volumes, *Kosmos,* que via todos esses aspectos da Terra como partes de um todo interconectado.

Humboldt e Bonpland às margens do rio Orinoco, 1870, por Eduard Ender. Academia de Ciências, Berlim. © akg-imagens.

jornada. Ele levou consigo as narrativas publicadas de Humboldt sobre suas viagens no *Beagle,* como orientação para sua própria exploração e como uma referência repleta de fatos úteis sobre a natureza tropical. Darwin classificou Humboldt como o maior escritor de viagens da história.

Ao publicar a narrativa de viagem do próprio Darwin sobre os anos que passou no *Beagle,* Humboldt retribuiu o elogio: "Considerando a importância do seu trabalho, senhor, este pode ser o maior sucesso que o meu humilde trabalho poderia trazer. As obras só têm valor se derem origem a outras melhores.'10

As viagens de Darwin foram fundamentais para a formulação da sua teoria da evolução, não apenas porque ele coletou amostras de uma variedade maior de espécies do que poderia ter feito se tivesse ficado em casa. Foram suas viagens que levaram Darwin a questionar a distribuição das espécies. Por que cada ilha de Galápagos tem sua própria espécie de tentilhão? Por que os mamíferos peculiares da América do Sul eram como os fósseis animais encontrados no mesmo continente? Escritoras como Humboldt discutiu como o clima e paisagem combinada para gerar habitats adequados para espécies específicas, mas por que deveriam as regiões com climas semelhantes ser povoadas por grupos de espécies muito diferentes? Por que faltavam nas ilhas oceânicas animais que seriam claramente adequados aos seus habitats, como rãs e mamíferos terrestres?

Alfred Russel Wallace também encontrou muitos enigmas na distribuição das espécies enquanto viajava pela América do Sul e pelo Sudeste Asiático. Ele observou que os limites das espécies eram frequentemente definidos por barreiras naturais, como rios ou montanhas, mesmo que houvesse habitat e clima adequados para -los em uma área mais ampla. Darwin e Wallace

Machine Translated by Google

Cheguei à conclusão de que a distribuição por vezes desconcertante das espécies poderia ser compreendida se as espécies surgissem por descendência de outras espécies. Uma vez que cada espécie tem um único ponto de origem, as suas distribuições podem ser limitadas não apenas pela adequação do habitat, mas também pelas oportunidades de dispersão para longe das suas áreas de distribuição ancestrais. Por outras palavras, a história pode ser tão importante como o ambiente e a adaptação na explicação da distribuição das espécies.

As explicações para as distribuições das espécies no contexto da teoria evolutiva foram exploradas detalhadamente por Wallace e desenvolvidas na nova disciplina da biogeografia. As distribuições das espécies podem ser consideradas em dimensões temporais e espaciais. Por exemplo, na década de 1920, John Willis (1868–1958) desenvolveu uma teoria para explicar as estruturas e tamanhos das distribuições geográficas das espécies.11 De acordo com Willis, as gamas de táxons seguem trajetórias previsíveis, expandindo-se a partir de uma pequena área localizada de origem se tornará mais difundida à medida que o táxon aumenta em idade. Sob esta hipótese de "idade e área", as espécies endémicas de distribuição estreita são indicativas de origens evolutivas recentes. Tais teorias biogeográficas não estavam necessariamente ligadas a modelos específicos de evolução – enquanto Wallace era um gradualista darwinista empenhado, Willis rejeitava a selecção natural e favorecia uma visão "saltacionista".

de especiação por macromutação ocasional.

O Capítulo 9 combina mecanismos macroevolutivos e macroecológicos para investigar por que algumas linhagens são muito mais diversas do que outras.

O desenvolvimento da biogeografia, com a sua abordagem em larga escala para a compreensão dos padrões de distribuição e diversidade, baseou-se fortemente na ecologia e na história natural. Contudo, durante o século XX, a própria ecologia tornou-se cada vez mais focada em padrões e processos de pequena escala a nível populacional. À medida que a ecologia se desenvolveu a partir das suas origens na história natural descritiva, um corpo de teoria matemática cresceu e os métodos de análise tornaram-se cada vez mais quantitativos, baseados em modelos e experimentais. Essa abordagem trouxe poder preditivo à ecologia. Por exemplo, teorias de relativa

a abundância forneceu informações sobre a prevalência de espécies comuns e raras nas comunidades, e até permitiu aos ecologistas prever o verdadeiro número de espécies numa comunidade subamostrada.

Na década de 1960, grande parte da teoria ecológica concentrava-se na explicação da dinâmica populacional, da diversidade ou da estrutura comunitária em áreas relativamente pequenas, consistindo em conjuntos de indivíduos potencialmente interagindo de diferentes espécies (a comunidade local). Os processos ecológicos que operam nestas escalas locais, tais como a competição interespecífica, eram amplamente considerados como os principais impulsionadores da estrutura e dinâmica da comunidade, com a pertença à comunidade local determinada pela filtragem (ou 'classificação') de espécies de um conjunto regional mais amplo de espécies. Mas começaram a acumular-se observações que não podiam ser facilmente interpretadas em termos de controlo dos padrões de diversidade à escala local. Por exemplo, tornou-se evidente que comunidades com habitats climáticas e estruturalmente semelhantes em diferentes continentes poderiam conter números de espécies muito diferentes. As comunidades florestais temperadas da costa oeste da América do Norte contêm tipicamente entre 20 e 40 espécies de árvores, mas comunidades de dimensões semelhantes nas mesmas latitudes no leste da Ásia contêm centenas de espécies de árvores. Estas comunidades estão em regiões com diferentes níveis de diversidade – a região da encosta do Pacífico da América do Norte tem cerca de 70 espécies de árvores, enquanto a região costeira do leste da Ásia tem mais de 700. É improvável que estas diferenças na diversidade regional sejam inteiramente devidas a diferenças. no clima ou na paisagem, mas é mais provável que reflitam histórias diferentes. Grande parte da América do Norte estava sob um manto de gelo

no Último Máximo Glacial (cerca de 20.000–25.000 anos atrás), mas a maior parte do leste da Ásia permaneceu livre de gelo. A implicação é que as florestas norte-americanas ainda não foram totalmente recolonizadas a partir de latitudes mais baixas após a retirada dos mantos de gelo.

Investigaremos as diferenças regionais na riqueza de espécies no **Capítulo 10,** quando perguntarmos por que as regiões tropicais suportam um maior número de espécies diferentes do que as regiões temperadas.

Durante a década de 1980, a crescente valorização do importante papel dos eventos históricos e regionais

Machine Translated by Google

a diversidade na formação de padrões ecológicos mudou o foco da ecologia de volta para processos evolutivos e biogeográficos que operam em grandes escalas de tempo e espaço, como especiação, extinção e colonização e expansão de distribuição. A importância da história também ajudou a moldar um debate importante sobre se a dinâmica de equilíbrio ou de não-equilíbrio prevalece nos sistemas ecológicos.

Grande parte da teoria ecológica a nível comunitário, das décadas de 1950 a 1980, presumia que a diversidade estava em equilíbrio – que as comunidades estavam "saturadas", com todos os nichos disponíveis ocupados, de modo que o número de espécies estava próximo do máximo que pode ser suportado. por cada tipo particular de ambiente.

Durante a década de 1980, uma ecologia alternativa de não equilíbrio tornou-se mais amplamente aceita, sugerindo que a diversidade em muitos sistemas ainda não atingiu a saturação. O debate sobre equilíbrio versus não-equilíbrio continua até hoje, e este tema surgirá frequentemente à medida que explorarmos padrões de diversidade em grande escala.

No **Capítulo 10,** examinamos em detalhes as implicações da dinâmica da diversidade em equilíbrio versus não-equilíbrio na maneira como explicamos os gradientes globais na riqueza de espécies.

Foi neste contexto que a macroecologia surgiu durante a década de 1980 como uma abordagem distinta para estudar a biodiversidade. O foco da macroecologia estava explicitamente na descrição e explicação dos padrões emergentes de biodiversidade que surgem quando consideramos os atributos coletivos das espécies em grandes assembleias. Alguns desses padrões poderiam ser descritos em dimensões únicas, como a distribuição de frequência dos tamanhos corporais das espécies. Outros padrões foram descritos em duas dimensões, como a relação entre o tamanho corporal e a densidade populacional média entre as espécies.

No artigo seminal sobre macroecologia publicado na revista *Science* em 1989, a macroecologia foi descrita como "A divisão do alimento e do espaço entre as espécies nos continentes".9 Esta descrição revelou as raízes da macroecologia na ecologia comunitária.

Embora processos em grande escala, como a especiação e extinção, foram reconhecidos como principais impulsionadores de padrões ecológicos em grande escala, estes padrões, mesmo em escalas continentais, ainda eram considerados predominantemente devidos à classificação ecológica nos níveis de espécie ou linhagem. Os biogeógrafos e biólogos evolucionistas, por outro lado, continuaram a perseguir o papel da história e do acaso como os principais impulsionadores da diversidade atual, particularmente à medida que a análise de filogenias moleculares (árvores evolutivas) se tornou mais comum.



Figura 1.8 Alguns hotspots de biodiversidade são um quebra-cabeça macroecológico e macroevolutivo. Esta charneca altamente diversificada no sudoeste da Austrália carece de muitas das características frequentemente associadas à elevada diversidade de plantas: está bem fora dos trópicos, o clima é seco e os solos são pobres em nutrientes. No entanto, a riqueza de espécies desta charneca à escala local é muito elevada e a região onde se encontra suporta mais de 3500 espécies de plantas endémicas. As causas desta excepcional diversidade vegetal permanecem um mistério, mas as hipóteses incluem um longo período de clima comparativamente estável, uma rápida taxa de especiação e um mosaico complexo de tipos de solo que promove a especialização ecol

© Marcel Cardillo.

Machine Translated by Google

A perspectiva de equilíbrio, baseada em nichos, da macroecologia, e a perspectiva mais histórica da biogeografia e da macroevolução, ainda não estão totalmente reconciliadas. Ao mesmo tempo, as fronteiras entre macroecologia, macroevolução e biogeografia tornaram-se cada vez mais confusas, e a maioria dos cientistas da biodiversidade hoje provavelmente adotaria uma definição liberal de macroecologia que inclui, por exemplo, gradientes de riqueza de espécies em grande escala, padrões geográficos de diversidade filogenética ou os efeitos das mudanças climáticas na distribuição das espécies **(Figura 1.8).** A macroecologia também começou a ir além da sua ênfase inicial na descrição e explicação de padrões, em direção ao teste de modelos teóricos baseados em processos evolutivos e ecológicos. Isto aumentou ainda mais a sobreposição entre macroecologia e macroevolução.

O Capítulo 11 pergunta como uma perspectiva macroecológica pode nos ajudar a descrever e compreender a atual crise de extinção e pergunta se a macroecologia oferece ferramentas para ajudar a conservar a biodiversidade.



Pontos chave

- O interesse pelos padrões ecológicos de grande escala e pela sua explicação começou no início do século XIX, quando os naturalistas começaram a viajar amplamente e a descrever as floras e faunas de diferentes regiões.
- Muitos debates no estudo da diversidade dizem respeito aos papéis da história versus meio ambiente, processos de escala versus escala regional e dinâmicas de equilíbrio versus não-equilíbrio na formação dos padrões atuais de biodiversidade.
- A macroecologia como disciplina distinta surgiu na década de 1980, baseada na ecologia comunitária centrada no equilíbrio, combinada com elementos das tradições mais históricas e de não-equilíbrio da biogeografia e da macroevolução.

Testando hipóteses na macroevolução

“*Toda mente ativa deve formar opiniões sem evidências diretas, caso contrário as evidências nunca seriam coletadas com demasiada frequência. A imparcialidade e a disciplina científica entram em ação de forma eficaz ao submeter as opiniões formadas ao máximo de evidências relevantes que possam ser disponibilizadas.*”

RA Fisher (1929). *A Teoria Genética da Seleção Natural,* Oxford University Press.

Pode parecer estranho que a maioria dos livros didáticos de ciências não contenha instruções sobre como fazer ciência. Mas o processo de investigação científica é mais difícil de caracterizar do que poderia parecer à primeira vista. Não existe uma abordagem única que possa ser seguida como uma receita em todas as áreas da ciência. Em vez disso, os cientistas usam uma ampla variedade de abordagens em sua busca por explicações satisfatórias para os fenômenos naturais. Portanto, a melhor maneira de aprender a fazer ciência é observar o tipo de estratégias que os cientistas empregam quando procuram respostas para os tipos de questões que nos interessam.

Há muitas questões importantes e interessantes na macroevolução e na macroecologia que gostaríamos de responder e, na maioria dos casos, existem várias explicações alternativas para cada padrão.

Muitas destas questões dizem respeito a acontecimentos que aconteceram no passado, ou a processos que operam em escalas de tempo tão longas que nenhum ser humano pode esperar testemunhá-los diretamente. Como é possível que um

Machine Translated by Google

cientista para investigar a causa de um evento evolutivo que eles não têm como observar diretamente?
Como podemos avaliar a plausibilidade de mecanismos que são demasiado lentos para serem observados em funcionamento?
Para abordar esta preocupação, precisamos de considerar como os biólogos evolucionistas fazem e respondem a perguntas sobre o mundo natural (ver Estudo de Caso 1).

Testar afirmações sobre o mundo natural está no cerne de uma investigação científica, mas existem muitas maneiras possíveis de conduzir um teste científico. Talvez o mais óbvio seja um experimento manipulativo. Um experimento geralmente consiste em pegar muitos sujeitos diferentes, que são atribuídos aleatoriamente a um “tratamento” (um regime onde um determinado fator de interesse é manipulado) ou um “controle” (o mesmo regime sem o fator manipulado). Uma experiência robusta deve incluir sujeitos suficientes nos grupos de tratamento e de controlo para permitir que o efeito dos resultados fortuitos seja descontado (por exemplo, para que a morte acidental de um sujeito não distorça as pontuações de sobrevivência no grupo de controlo ou no grupo de tratamento). Idealmente, apenas o fator de interesse deve variar consistentemente entre indivíduos de tratamento e controle, de modo que qualquer diferença entre eles só pode ser devida ao fator e não ao acaso ou viés (por exemplo, designando aleatoriamente indivíduos para tratamento ou controle).

Os experimentos manipulativos têm uma longa e nobre história na evolução e na ecologia, desde os primeiros experimentos que demonstraram que o aumento lento da temperatura de incubação resultou em um aumento hereditário na tolerância térmica em bactérias, até experimentos mais recentes em ambiente controlado 'ecotron' no impactos da coexistência e competição de espécies na produtividade do ecossistema. Mas existem limitações inevitáveis ao uso de classificações.

experimentos manipulativos para estudar macroevolução e macroecologia. Não podemos provar que os processos que testemunhamos no laboratório ou no campo sejam de facto responsáveis pela geração e manutenção da biodiversidade nestes sistemas.
A quantidade de mudança que podemos medir diretamente geralmente não é da mesma magnitude que aquela que separa a maioria das espécies na natureza. Em particular, as experiências manipulativas poderão dizer-nos o que *pode* acontecer em circunstâncias particulares, mas não pode diga-nos o que realmente *aconteceu* no passado para gerar a diversidade real que vemos hoje no mundo real. Além disso, muitos dos processos que desejamos estudar na macroevolução e na macroecologia simplesmente não são passíveis de manipulação experimental. Por exemplo, se quisermos saber se as linhagens de mamíferos de pequeno porte tendem a ter taxas de diversificação mais elevadas do que as dos mamíferos de maior porte, não seremos capazes de criar populações experimentais replicadas de mamíferos de diferentes tamanhos que possam ser deixadas para evoluir diferente

número de espécies; levaria dezenas de milhões de anos para que o experimento fosse executado.

Contudo, os princípios do desenho experimental podem ser usados mesmo quando a manipulação não é possível. Considere a pergunta: 'Fumar causa câncer de pulmão?' Não podemos testar isso com um experimento manipulativo; ninguém vai pegar um grupo de jovens, alocá-los aleatoriamente em grupos de “tratamento” que fumam e grupos de “controle” que não fumam, e então ver quais grupos têm as taxas mais altas de câncer de pulmão nos próximos anos. décadas. No entanto, a maioria das pessoas consideraria a ligação entre o tabagismo e o cancro do pulmão não apenas como uma hipótese testável, mas também como provada para além de qualquer dúvida razoável, porque estudos mostram que as pessoas que fumam têm maior probabilidade de ter cancro do pulmão do que as pessoas que não fumam. , e quanto mais pessoas fumam, maior é o risco de cancro do pulmão. Esses estudos observacionais baseiam-se tanto nos princípios de um bom planejamento experimental quanto nos experimentos manipulativos.

Da mesma forma, a concepção cuidadosa das investigações científicas é tão crítica na macroevolução e na macroecologia como o é em todos os outros campos da biologia. Mas os “tratamentos” (o que acontece quando…) e os “controles” (o que acontece na ausência de…) serão produzidos por seleção e comparação cuidadosa de fenômenos que ocorrem naturalmente, e não por manipulação. Então, se quisermos saber se as pequenas empresas

Embora os mamíferos tenham uma taxa mais elevada de diversificação, podemos comparar linhagens de mamíferos de corpo pequeno com os seus parentes de corpo grande e perguntar se as linhagens de corpo pequeno acumularam mais espécies ao longo do tempo. Para tirar conclusões firmes desta comparação, precisamos de muitos exemplos diferentes, eles precisam ser estatisticamente independentes,

Machine Translated by Google

e precisamos levar em conta quaisquer fontes adicionais de variação que possam confundir os resultados.

Grande parte deste livro explorará como os cientistas enquadram hipóteses na macroevolução e na macroecologia e como utilizam uma série de abordagens analíticas para testar essas hipóteses.

Vendo a ciência em ação

Os livros didáticos de ciências não deveriam ensinar apenas os produtos da ciência (o que sabemos), mas também o processo da ciência (como descobrimos). Isto é particularmente verdadeiro em campos em rápida evolução como a macroevolução e a macroecologia. Esses campos estão avançando com tal rapidez que qualquer coisa que reportamos corre o risco de estar desatualizada no momento em que for impressa. Mas, ao concentrarmo-nos no processo da ciência, podemos dar-lhe uma visão preparada para o futuro sobre a forma como as ideias em macroevolução e macroecologia são geradas e testadas. Você pode então abordar novas ideias e novos dados armado com os diversos

kit de ferramentas intelectuais da biologia moderna.

Como vimos no relato histórico anterior, as ideias sobre a geração e manutenção da biodiversidade estão em constante mudança e, a qualquer momento, podem existir vários pontos de vista opostos. Portanto, pensamos que a maneira correta de abordar as principais ideias da macroevolução e da macroecologia é apresentá-las como debates entre hipóteses opostas. Você verá como os cientistas formular hipóteses, fazer previsões e buscar evidências que apoiem uma hipótese ou outra.

Às vezes demonstraremos como as evidências

parece apoiar uma ideia mais do que outra, mas raramente estaremos em posição de relatar definitivamente uma hipótese como facto e as alternativas como falsas.

Com o passar do tempo, o peso das evidências pode oscilar mais em favor de uma ideia ou de outra. Mas no meio-

Ao mesmo tempo, você será solicitado a pensar por si mesmo, formar suas próprias opiniões com base nas evidências disponíveis e se concentrar nos dados ou análises necessários para apoiar uma hipótese em detrimento de outra.

Devido à ênfase colocada em testar ideias em vez de aprender factos, este livro não adoptará uma abordagem exaustiva da "história da vida" para compreender a biodiversidade, nem cobrirá todos os principais biomas ou linhagens. Em vez disso, concentrar-nos-emos num punhado de "estudos de caso", cada um fazendo uma pergunta diferente sobre as origens da biodiversidade. Cada estudo de caso diz respeito a uma área de debate atual na biologia e cada um destacará diferentes tipos de dados e ferramentas analíticas usadas hoje para explorar essas ideias. Não podemos ter como objetivo fornecer um guia abrangente para temas contemporâneos e ferramentas de pesquisa nessas áreas – além de haver muito para abordar em um livro, novas ideias surgem continuamente e novos métodos estão sempre sendo desenvolvidos. O melhor que podemos fazer é oferecer uma seleção de exemplos que ilustrem algumas das questões importantes e algumas formas interessantes de tentar respondê-las.

Conclusão

"*O campo da macroevolução abraça a emoção de buscar uma compreensão da amplitude da vida. . . . Voltamos a esta perspectiva de muitos setores da biologia e da paleontologia, depois de muitas décadas de perguntas muito mais restritivas que tendiam a colocar os processos de evolução sob um microscópio. Mas agora estamos recuando para ter uma visão mais ampla.*"

Jeffrey S. Levinton (2001). *Genética, Paleontologia e Macroevolução* (2ª ed.). Cambridge University Press.

A história, tal como a evolução, não tende a seguir caminhos lineares nítidos, mesmo que tendamos a contar histórias como se assim fosse. Este relato do desenvolvimento da macroevolução

Machine Translated by Google

e a macroecologia concentrou-se selectivamente em pontos de vista opostos que apareceram, sob várias formas, ao longo da história destes campos, porque estes pontos de vista fornecem um ponto de partida para pensar sobre diferentes explicações possíveis para a evolução da biodiversidade. Uma visão da evolução da biodiversidade é que ela é impulsionada pela produção contínua e pela acumulação gradual de pequenas variantes hereditárias em populações naturais. Outra visão é que a maior parte das mudanças evolutivas ocorre quando novas linhagens são criadas, potencialmente através de grandes mudanças na morfologia. Uma visão da distribuição das espécies é que as espécies são governadas principalmente em escala local através da disponibilidade e da competição por recursos. Outra visão concentra-se no papel da história na formação dos atuais agrupamentos de espécies. Em combinação com estas diferentes visões, tem havido debates sobre a importância relativa da seleção e dos efeitos do acaso. Seria um erro, contudo, esperar que todos os biólogos (do passado ou do presente) se enquadrassem claramente num campo ou no outro, ou pensar que todos os debates sobre a macroevolução e a macroecologia podem ser enquadrados nestes termos.

A macroevolução e a macroecologia visam fornecer explicações sobre os padrões de biodiversidade no espaço, no tempo e nas linhagens. Esses padrões são gerados por mecanismos que normalmente não podem ser diretamente testemunhados ou manipulados, porque são moldados por eventos que aconteceram no passado, ou por processos que ocorrem ao longo de longas escalas de tempo evolutivas, ou surgem da interação de forças que atuam sobre os seres humanos. uma escala global. Embora os experimentos possam ser usados para testar a plausibilidade de diferentes mecanismos e processos, a macroevolução e a macroecologia são normalmente estudadas fazendo previsões sobre quais padrões esperaríamos ver sob uma hipótese específica e, em seguida, testando essas previsões contra observações do mundo natural. .

Neste livro, utilizaremos uma série de estudos de caso para explorar alguns temas-chave da macroevolução e da macroecologia e para ilustrar alguns dos métodos utilizados para avaliar hipóteses concorrentes. Muitos dos temas que exploraremos têm sido debatidos durante séculos, tais como a causa da elevada biodiversidade nos trópicos ou o papel das mudanças de desenvolvimento na evolução da novidade, e assim uma visão histórica do desenvolvimento destas disciplinas pode ajudar. contextualizar esses debates. Embora essas ideias tenham sido discutidas há muito tempo, há muitos debates ainda sem solução. Isso o torna um campo interessante para estudo. Mas também significa que, em vez de apresentar a você um conjunto codificado de respostas, este livro fornecerá algumas perguntas bastante interessantes e apresentará algumas das ferramentas que você pode usar para descobrir as respostas por si mesmo.



Pontos para discussão

1. Como decidimos sobre um "nível" apropriado de explicação? Deveríamos ter como objetivo reduzir todas as explicações dos fenómenos biológicos ao nível mais baixo possível, tais como interações químicas ou processos físicos? Se procurarmos uma explicação a um nível "superior", isso significa que estamos a dizer que os processos de nível inferior são inadequados para explicar um fenómeno específico?

Machine Translated by Google

2. Se só podemos observar diretamente os fenómenos presentes e não podemos saber com certeza o que aconteceu no passado, então por que não deveríamos invocar diferentes mecanismos evolutivos que apenas funcionaram no passado e não são observáveis hoje?
3. Os experimentos manipulativos podem nos dizer alguma coisa sobre a macroevolução e a macroecologia?

Referências

1. Prefeito A (2000) *Os primeiros caçadores de fósseis: paleontologia em grego e romano Tempos.* Imprensa da Universidade de Princeton, Princeton, NJ.
2. Lyell C (1830) *Princípios de geologia, sendo uma tentativa de explicar as mudanças anteriores na superfície da Terra, por referência a causas agora em operação.* John Murray, Londres.
3. Wallace AR (1858) Sobre a tendência das variedades de se afastarem indefinidamente do tipo original. *Jornal dos Anais da Sociedade Linneana de Londres.* 3(9): 45–62.
4. Huxley TH (1860) A origem das espécies. In: *Darwiniana: Ensaios coletados,* Vol 2, pp.
5. Darwin C (1859) *Sobre a origem das espécies por meio da seleção natural ou a preservação das raças favorecidas na luta pela vida* (1ª ed.). John Murray, Londres.
6. Chetverikov SS (1929) Sobre certos aspectos do processo evolutivo do ponto de vista da genética moderna (tradução para o inglês publicada em 1961 por M Parker, IM Lerner). *Procedimentos da Sociedade Filosófica Americana* 105: 167–95.
7. Huxley J (1942) *Evolução: A Síntese Moderna.* Nature Publishing Group, Londres.
8. Dawkins R (1979) *O gene egoísta.* Imprensa da Universidade de Oxford.
9. Brown JH, Maurer BA (1989) Macroecologia: a divisão da alimentação e do espaço entre as espécies nos continentes. *Ciência* 243(4895): 1145–50.
10. von Humboldt A (1839) Carta a Charles Darwin, 18 de setembro de 1839.
11. Willis J, De Vries H, Guppy H, Reid E, Small J (1922) *Idade e área: um estudo em distribuição geográfica e origem das espécies.* Imprensa da Universidade de Cambridge, Cambridge.
12. Huxley TH (1859) A hipótese darwiniana. In: *Darwiniana: Ensaios coletados.* Macmillan, Londres.
13. Lyell C (1863) Carta para Charles Darwin, 15 de março de 1863. Em *Life, Letters and Journals of Sir Charles Lyell* (ed. KM Lyell), 1881.
14. Owen DF, Clarke CA (1993) O polimorfismo medionigra na mariposa, *Panaxia dominula* (Lepidoptera: Arctiidae): uma reavaliação crítica. *Oikos* 67: 393-402.
15. Hamilton WD (1964) A evolução genética do comportamento social. EU. *Jornal de Biologia Teórica* 7(1): 1–16.

Machine Translated by Google

Estudo de caso 1

Testando hipóteses sobre eventos passados: descobrindo as origens evolutivas de um novo vírus

Embora a formação científica possa envolver a aquisição de competências técnicas, tais como as associadas ao trabalho de laboratório, à análise informática ou aos estudos de campo, os conjuntos mais importantes de competências de que um cientista necessita são aqueles associados a fazer boas perguntas, formular hipóteses, e projetar testes eficazes. Essas habilidades incluem ser capaz de identificar padrões que exigem uma explicação, gerar explicações alternativas plausíveis para esses padrões, projetar testes que rejeitarão ou apoiarão essas explicações, reunir dados apropriados para realizar esses testes e examinar criticamente as descobertas à luz de possíveis explicações alternativas. Neste estudo de caso, usaremos um exemplo específico para ilustrar algumas das abordagens para formular e responder questões em biologia evolutiva. Nenhum exemplo isolado poderia ilustrar todas as facetas importantes da investigação científica, mas alguns dos pontos-chave que queremos cobrir são os seguintes.

1. Como elaboramos hipóteses?
2. Como usamos essas hipóteses para gerar previsões testáveis?
3. Como testamos essas previsões em relação às observações?
4. Que confiança podemos ter de que a hipótese foi apoiada, refutada ou nenhuma das duas coisas?

Não existe uma abordagem única correta para gerar e testar hipóteses. Na verdade, as questões da macroevolução e da macroecologia são frequentemente examinadas de forma proveitosa através da adoção de muitas abordagens diferentes. Normalmente, nenhum teste fornecerá uma resposta definitiva.1 Em vez disso, a maioria das investigações científicas nestes campos giram em torno das questões centrais, com cada teste fornecendo algum grau de apoio para uma explicação em detrimento de outra. Desta forma, processos complexos são gradualmente iluminados. Usaremos um exemplo bem conhecido de um evento evolutivo passado – o surgimento de um novo vírus humano – para ilustrar algumas das estratégias que podem ser usadas para gerar e testar hipóteses sobre fenómenos que não podemos observar diretamente em ação.

De onde veio o VIH?

Começamos com o fenômeno biológico que queremos explicar. Na década de 1980, foi relatada uma nova síndrome de doença desconcertante, que recebeu o nome de síndrome da imunodeficiência adquirida (AIDS) e acabou sendo causada por um retrovírus denominado vírus da imunodeficiência humana (HIV). A SIDA tornou-se uma pandemia global, causando dezenas de milhões de mortes, com milhões de pessoas infectadas todos os anos. Queremos responder à pergunta: Por que a AIDS apareceu de repente

Machine Translated by Google

nos anos 1980? Como esta é uma questão sobre um acontecimento passado, não podemos fazer observações diretas sobre a sua ocorrência, pelo que teremos de reunir uma explicação a partir das evidências disponíveis hoje. Primeiro, precisamos restringi-lo a uma série de questões mais específicas que podemos responder com testes específicos. Uma questão que podemos responder com a análise do genoma é: Qual é a origem evolutiva do VIH? Para responder a isto, começamos por perguntar que outros tipos de vírus são mais semelhantes ao VIH.

Ao comparar a sequência do genoma do VIH com as sequências do genoma de outros vírus, podem ser identificados os parentes mais próximos conhecidos do vírus humano. Os vírus da imunodeficiência símia (SIVs) foram isolados de mais de 40 espécies de primatas africanos.2 A comparação dos mesmos genes em sequências de diferentes genomas de vírus permite aos investigadores utilizar os padrões de semelhanças e diferenças entre sequências de ADN para construir uma filogenia (árvore evolutiva).) - uma hipótese sobre as relações evolutivas entre organismos. Os ramos que conectam as sequências (rotulados nas pontas da árvore) representam linhas de descendência, e as conexões entre os ramos (nós) representam ancestrais comuns que deram origem a duas ou mais linhagens descendentes.

Podemos usar esse padrão de conexões para identificar o estoque comum do qual surgiram diferentes vírus. A filogenia na **Figura 1.9** sugere que os parentes mais próximos do vírus humano VIH-1 (a principal estirpe pandémica que causa a maioria das infecções por VIH em todo o mundo) são SIVs de chimpanzés. O VIH-2, uma estirpe do vírus encontrada predominantemente na África Ocidental, está mais estreitamente relacionada com as estirpes de SIV encontradas em mangabeys fuliginosos.

Esta filogenia não contém todas as sequências SIV possíveis. Portanto, com base nestas evidências, não podemos excluir a possibilidade de existir outro vírus desconhecido que seja um parente ainda mais próximo do VIH. Mas

o que podemos dizer é que o vírus humano VIH está relacionado com vírus símios e que diferentes estirpes de VIH parecem ser mais semelhantes a diferentes tipos de vírus símios. Isto sugere que os vírus SIV passaram de macacos e símios para humanos em diversas ocasiões.

Podemos obter mais detalhes sobre esta história adicionando mais sequências, amostradas de uma gama mais ampla de pessoas e primatas **(Figura 1.10).**

Como poucas filogenias contêm todas as sequências possíveis, a história que contamos depende de quais sequências incluímos.

Esta filogenia sugere pelo menos quatro origens evolutivas independentes do VIH porque as sequências do VIH não se agrupam todas na árvore: uma das sequências do VIH-1 agrupa-se com um vírus do gorila e outras estão relacionadas com diferentes estirpes do vírus do chimpanzé. Isto sugere que nem todas estas sequências de VIH remontam a um único vírus ancestral comum que infectou um ser humano. Mas podemos ter a certeza de que este padrão revela um fenómeno biológico, ou poderá ser apenas devido a um sinal incerto nos dados? Podemos avaliar a confiabilidade da evidência filogenética tanto de forma formal quanto informal. Os métodos formais envolvem algum tipo de medida de

Machine Translated by Google

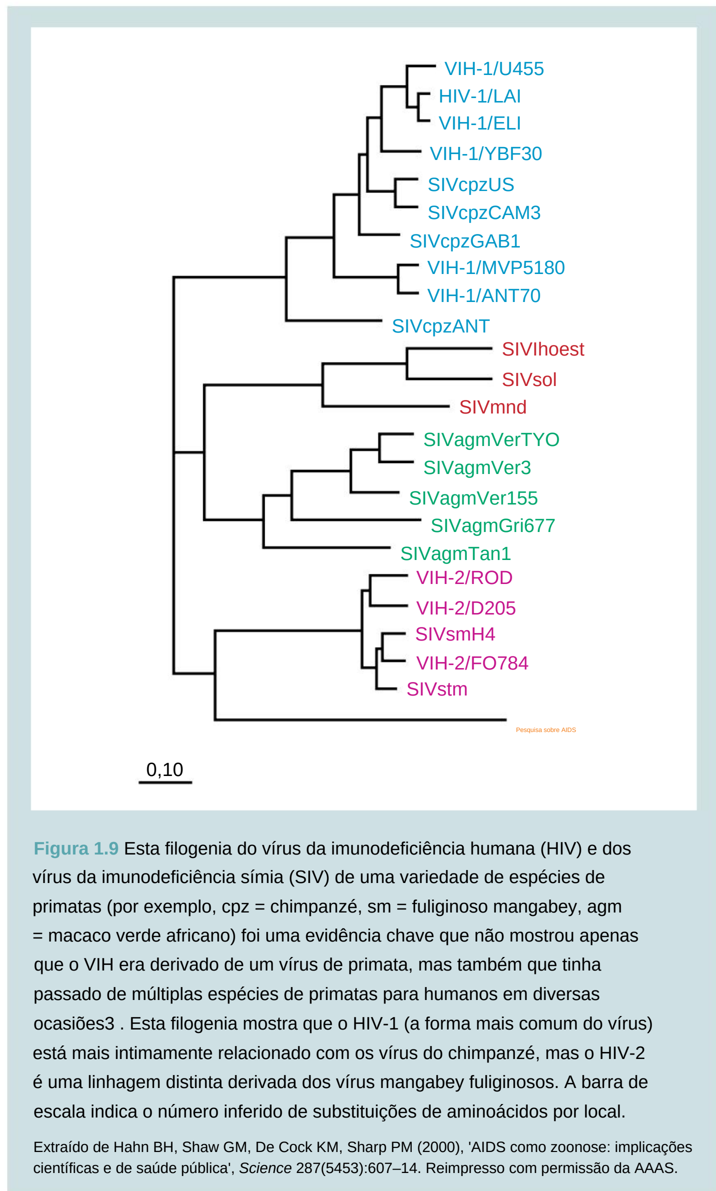


Figura 1.9 Esta filogenia do vírus da imunodeficiência humana (HIV) e dos vírus da imunodeficiência símia (SIV) de uma variedade de espécies de primatas (por exemplo, cpz = chimpanzé, sm = fuliginoso mangabey, agm = macaco verde africano) foi uma evidência chave que não mostrou apenas que o VIH era derivado de um vírus de primata, mas também que tinha passado de múltiplas espécies de primatas para humanos em diversas ocasiões3 . Esta filogenia mostra que o HIV-1 (a forma mais comum do vírus) está mais intimamente relacionado com os vírus do chimpanzé, mas o HIV-2 é uma linhagem distinta derivada dos vírus mangabey fuliginosos. A barra de escala indica o número inferido de substituições de aminoácidos por local.

Extraído de Hahn BH, Shaw GM, De Cock KM, Sharp PM (2000), 'AIDS como zoonose: implicações científicas e de saúde pública', *Science* 287(5453):607–14. Reimpresso com permissão da AAAS.

apoio estatístico. Por exemplo, você pode explorar até que ponto seus dados suportam uma hipótese específica subamostrando aleatoriamente os dados muitas vezes e perguntando se esses conjuntos de dados ligeiramente diferentes fornecem a mesma filogenia (um procedimento conhecido como 'bootstrap-ping'). Os métodos informais envolvem a comparação dos resultados desta análise com outras análises que diferem em dados ou suposições. Podemos ver exemplos de ambas as abordagens na investigação filogenética de uma nova cepa de HIV-1, designada grupo P (Figura 1.10).3

Machine Translated by Google

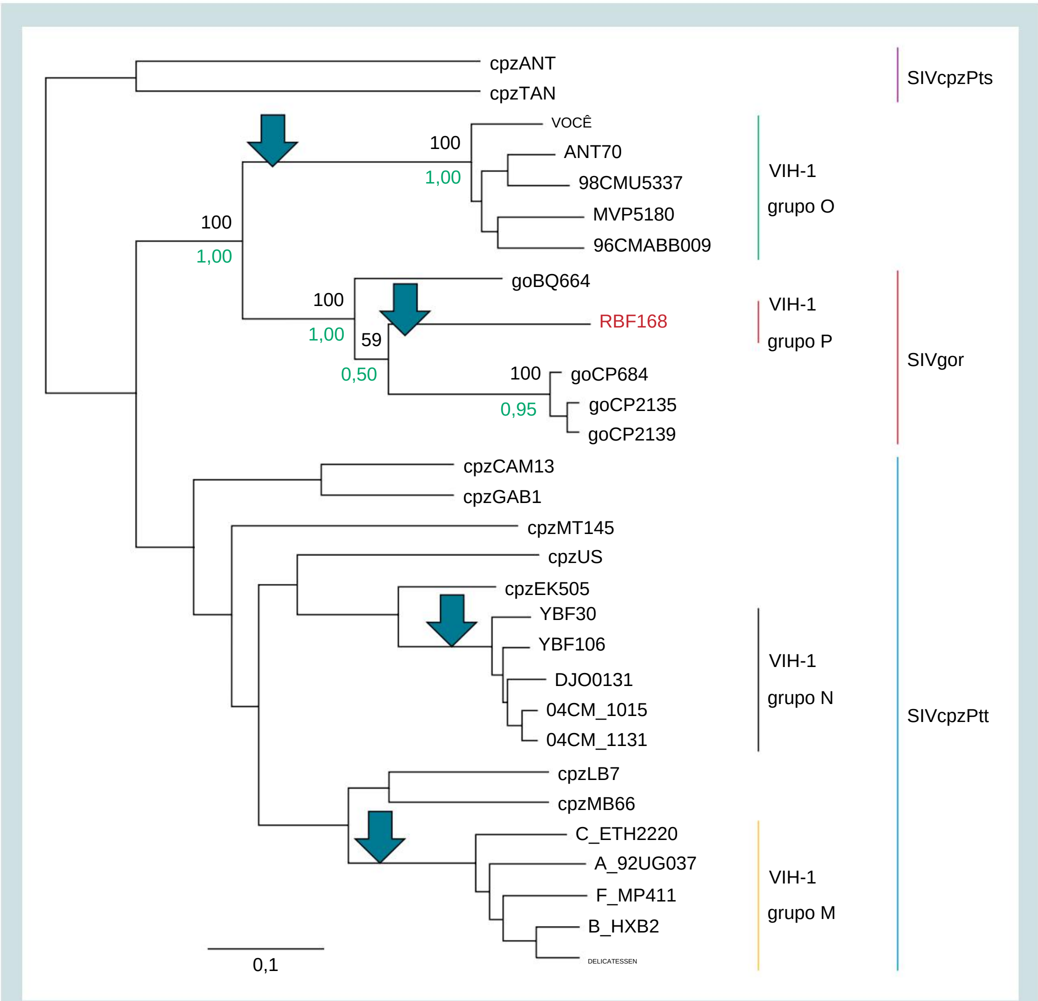


Figura 1.10 Tal como a Figura 1.9, esta filogenia também compara o VIH-1 com os SIVs, mas recolhe amostras de uma gama diferente de vírus – mais estirpes de VIH-1, mais SIV de chimpanzés (SIVcpz) e agora acrescentadas sequências de vírus de gorila (SIVgor). 4 Possíveis movimentos dos macacos para os humanos são indicados por setas. Os números acima e abaixo dos ramos são medidas de apoio estatístico (ver texto para detalhes).

Adaptado com permissão da Macmillan Publishers Ltd: Plantier JC, Leoz M, Dickerson JE, et al (2009), 'Um novo vírus da imunodeficiência humana derivado de gorilas'. *Medicina Natural* 15(8), 871–2. [10.1038/nm.2016] 15(8):871-2.

Duas medidas diferentes de apoio estatístico são fornecidas nos ramos que agrupam o HIV-1-P com os vírus gorilas (SIVgor). Os números em preto são a porcentagem de bootstrap – os ramos marcados com 100 são aqueles que foram suportados por 100% dos conjuntos de dados reamostrados. Os números abaixo em verde são valores de suporte derivados de uma análise bayesiana – 1,00 indica que todas as soluções filogenéticas mais confiáveis

Machine Translated by Google

encontrado pela análise continha esse agrupamento. Portanto, podemos concluir que este agrupamento é fortemente apoiado por este conjunto de dados. Nem todas as partes da filogenia são tão bem apoiadas pelos dados: você pode ver que o apoio para a posição da sequência HIV-1-P dentro do grupo SIVgor variou entre as soluções filogenéticas (sendo encontrado em 50% do conjunto credível de Filogenias Bayesianas ou 59% dos conjuntos de dados reamostrados). No entanto, embora a posição exacta da sequência do VIH-1-P dentro do grupo não seja certa, em todas as filogenias ela caiu algures dentro do clado do vírus gorila. Portanto, podemos não saber com certeza com qual linhagem de SIVgor o novo HIV-1 tipo P está mais intimamente relacionado, mas podemos ter certeza de que foi derivado de um vírus SIVgor.

Os pesquisadores testaram a robustez desta conclusão em vários

de outras maneiras. Eles analisaram diferentes tipos de dados genéticos, por exemplo, usando diferentes genes do genoma do vírus ou analisando sequências de proteínas em vez de DNA, e sempre obtiveram o mesmo resultado. Mas e se alguma peculiaridade nos dados significar que o genoma sempre apresenta uma localização filogenética enganosa? Os pesquisadores apoiaram sua conclusão com outras linhas de evidência. O novo vírus do tipo P é claramente diferente dos principais grupos HIV-1, M e O, porque não pode ser detectado com ensaios específicos para M (portanto, é suficientemente diferente de M para não ser reconhecido por anticorpos que se ligam a M -grupo HIV), e não pôde ser amplificado com primers do grupo O (portanto, seu genoma é diferente do HIV do grupo O). No entanto, o elevado nível de vírus no sangue do paciente é compatível com a adaptação do vírus do tipo P para se replicar em tecidos humanos, o que sugere que não foi simplesmente uma infecção única de um humano azarado por um vírus específico do gorila. Isto é consistente com a história da paciente – ela nunca teve qualquer contato com gorilas, então deve ter contraído o vírus de outro ser humano. O HIV-1-P possui uma assinatura de aminoácidos característica da cepa SIVgor do vírus.

Todas estas observações acrescentam apoio à hipótese de que o VIH-P é uma estirpe distinta do VIH, relacionada com o SIV do gorila.

Na verdade, todas as filogenias produzidas para estirpes de VIH e SIV mostram que o VIH surge de várias linhagens diferentes de SIV, sugerindo cerca de uma dúzia de transições de chimpanzés, gorilas e macacos para humanos. Isto levanta uma questão interessante. Se o SIV conseguiu passar de primatas não humanos para humanos em múltiplas ocasiões, então porque é que não houve epidemias de VIH ao longo da história humana? Porque é que a SIDA só apareceu subitamente no cenário mundial na década de 1980? Uma hipótese apresentada para explicar a origem relativamente recente da pandemia do VIH é que esta foi impulsionada por um acontecimento histórico específico. Foi proposto que uma vacina contra a poliomielite administrada a cerca de um milhão de pessoas na República Democrática do Congo, no Ruanda e no Burundi no final da década de 1950 estava contaminada com o SIV.5 Esta hipótese faz várias previsões testáveis.

Dado que o VIH-1 está mais intimamente relacionado com o SIV do chimpanzé, então esta hipótese requer que a vacina contra a poliomielite tenha sido produzida utilizando tecidos infectados.

Machine Translated by Google

com o vírus do chimpanzé (SIVcpz). Mas a análise da vacina mostra que esta foi cultivada em tecido de macaco e não há evidência de qualquer SIV, VIH ou ADN de chimpanzé nestas vacinas.6

Outra previsão da hipótese da vacinação contra a poliomielite para a origem da SIDA é que a data de origem da pandemia deveria ser coincidente com o programa de vacinação contra a poliomielite. Se isto for verdade, então quando compararmos sequências de vírus VIH-1 recolhidas de todo o mundo, deveríamos ver diferenças entre eles consistentes com um período de menos de 60 anos de mudança evolutiva desde o seu último ancestral comum. Os pesquisadores inferiram que a taxa de evolução molecular

investigação na principal estirpe pandémica, o grupo M do VIH-1, comparando sequências de ADN recolhidas nas últimas quatro décadas. Usando esta taxa de mudança, inferiram que a quantidade de diferenças entre amostras globais de vírus da estirpe M do VIH-1 sugere uma data de origem deste grupo de vírus entre 1915 e 1941, rejeitando uma origem da pandemia do VIH em década de 19607 **(Figura 1.11).**

Este exemplo ilustra a diferença entre precisão (quanta incerteza existe em uma medição) e exatidão (quão próximo do valor real ela está). As datas moleculares nunca são muito precisas, por isso devem ser expressas como um intervalo de valores prováveis (geralmente derivados de alguma medida estatística de confiança da análise). A precisão desta estimativa significa que os resultados não podem ser usados para dizer com certeza se a data de origem foi 1915, 1941 ou qualquer data intermediária. Mas se esses resultados forem precisos — se esse intervalo contiver a data verdadeira —

então, podem ser utilizados para rejeitar uma data anterior a 1915 ou posterior a 1941. É claro que nunca sabemos ao certo se os nossos resultados são precisos, uma vez que o intervalo de valores depende dos pressupostos da análise.
Portanto, exploração e testes adicionais são sempre desejáveis.

Olhando para este gráfico (Figura 1.11), podemos ver que os investigadores fizeram uma suposição sobre a forma como o VIH evolui ao longo do tempo: que a taxa de mudança no período bem amostrado a partir da década de 1980 foi um bom reflexo da taxa de mudanças ao longo da história do vírus. Mas como sabemos se esta é uma suposição justa? E se a taxa de evolução molecular tiver mudado ao longo da história da pandemia, de modo que mais mudanças se acumularam no passado? Se a taxa de mudança fosse mais rápida no período anterior da pandemia, então esta análise poderia ter sobrestimado a data de origem.

Uma maneira de verificar isso é usar a mesma análise para estimar uma data conhecida e ver se obtém a resposta correta. Os investigadores utilizaram a mesma análise para estimar a idade da amostra de VIH mais antiga conhecida, uma sequência obtida a partir de uma amostra de sangue recolhida em 1959 em Kinshasa (no país hoje conhecido como República Democrática do Congo). É importante ressaltar que essa sequência antiga (referida como ZR59) não foi incluída na análise que estimou as taxas, caso contrário poderia ter enviesado os resultados. Sua estimativa da idade de

Machine Translated by Google

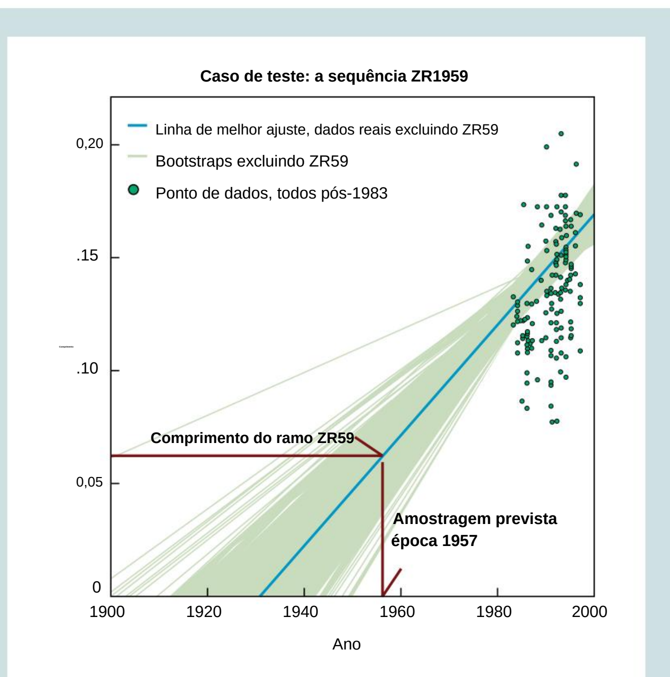


Figura 1.11 Cada um dos pontos pretos representa uma sequência de HIV de data de amostra conhecida (todas após 1983) a partir da qual a quantidade de mudança evolutiva (comprimento do ramo filogenético) foi calculada. A linha central representa a relação linear entre o tempo e a mudança genética estimada a partir desses pontos de dados conhecidos. O ponto em que a linha cruza o eixo x é a idade prevista do ancestral comum de todas as sequências. Dada esta relação, o comprimento do ramo da sequência de VIH confirmada mais antiga (ZR59) é compatível com a data conhecida da sua amostra.7

De Korber B, Muldoon M, Theiler J, et al. (2000), 'Tempo do ancestral das cepas pandêmicas do HIV-1', *Science* 288(5472): 1789–96.

esta amostra conhecida foi de 1957, com intervalos de confiança de 1934–1962, portanto esta estimativa é precisa dentro dos níveis de precisão relatados.

Análises mais recentes, que utilizam mais amostras, sequências de ADN mais longas e métodos mais sofisticados que permitem a variação na taxa de evolução do genoma, produziram resultados muito semelhantes aos estudos anteriores de datação molecular, colocando as origens do grupo M global do VIH em década de 1920. Estes estudos mais recentes também estimaram com precisão a idade da sequência mais antiga conhecida do VIH-1 (ZR59) utilizando o seu método, e obtiveram uma estimativa de data de 1958 com intervalos de confiança de

1946–1970.8 A origem da pandemia do VIH-1 nesta região de África é também apoiada pela observação de que esta área tem a maior variação genética nas sequências M do VIH-1. Este é um padrão típico de

Machine Translated by Google

o centro de origem de uma linhagem biológica, porque a área onde a linhagem existe há mais tempo teve mais tempo para acumular variantes genéticas dentro da população.

Assim, análises filogenéticas e epidemiológicas sugerem que o SIV se transferiu para os seres humanos em muitas ocasiões diferentes, e muitas destas transferências entre espécies são anteriores ao início da pandemia global.
Isto levanta uma nova questão: se o VIH já estava presente nas populações humanas no início do século XX, porque é que só se tornou uma pandemia distribuída globalmente na década de 1980? Por que não antes? Duas explicações gerais foram apresentadas para o momento da pandemia.8 Uma é que a oportunidade para a propagação da pandemia aumentou com a urbanização e as redes de transporte, mas por acaso apenas uma linhagem do VIH-1, o grupo M, expandiu-se para uma distribuição global. enquanto os outros permaneceram predominantemente distribuídos na África. A outra hipótese é que uma alteração genética específica do VIH-1 M o tornou capaz de propagação pandémica, ao contrário de outras estirpes de SIV que infectaram seres humanos. Aqui vemos dois temas que encontraremos novamente em muitas outras hipóteses para eventos passados: contrastar o papel do acaso (a sorte de estar no lugar certo na hora certa) com a influência da adaptação (ser o mais adequado para prosperar) . Como podemos testar essas hipóteses?

A análise das sequências genéticas sugere que o VIH tipo M está mais intimamente relacionado com o vírus SIVcpz isolado de uma subespécie particular de chimpanzé encontrada no sudeste dos Camarões. A análise espacial da diversidade genética do VIH-1 M na bacia do rio Congo levou à conclusão de que o VIH-1 M se espalhou desde a sua origem nos chimpanzés na floresta dos Camarões ao longo das redes de transporte fluvial até Kinshasa na década de 1920, e a partir daí por via fluvial e ferroviária até outros grandes centros populacionais, chegando provavelmente a Brazzaville na década de 1930 e a Kisangani na década de 1950.8 Porque é que o VIH-1 tipo M causou uma pandemia global e outras estirpes não o fizeram? Os investigadores usaram os dados genéticos para inferir as taxas de crescimento populacional ao longo do tempo, sugerindo que, embora o VIH-1 do tipo O e do tipo M tenha aumentado na bacia do Congo na primeira metade do século XX, na década de 1960 o tipo M sofreu uma dramática evolução. aumento da infecção e da propagação. Este pico nas taxas de transmissão foi interpretado como sendo muito maior do que seria esperado apenas com base na expansão demográfica **(Figura 1.12).**

Este salto nas taxas de transmissão do VIH1 do grupo M na década de 1960 sugere que o aumento dos vírus do grupo M não se deveu a uma característica especial do seu vírus ancestral que o tornou mais infeccioso do que o vírus do grupo M.
ancestral do grupo O HIV-1. O grupo M já era geneticamente diverso na década de 1960, por isso parece improvável que uma alteração genética específica pudesse ter causado este aumento na transmissão porque teria
precisaram ocorrer em muitas linhagens virais diferentes de forma independente e mais ou menos simultaneamente. Em vez disso, os investigadores combinaram a sua análise genética com informações históricas sobre migração e questões sociais.

Machine Translated by Google

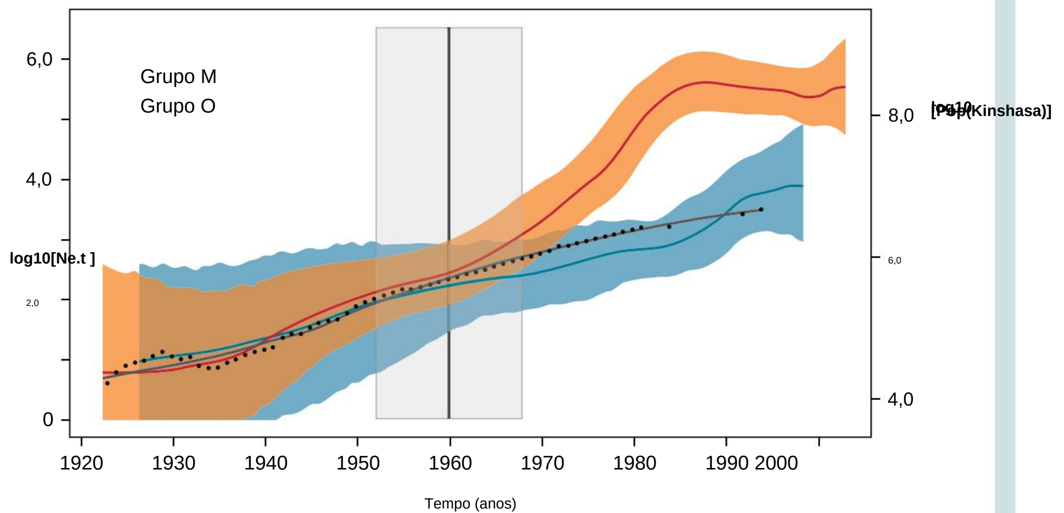


Figura 1.12 As diferenças observadas entre as variantes genéticas que circulam na população do vírus podem ser usadas para modelar as mudanças no tamanho da população ao longo do tempo.8 Esta análise sugere que, embora ambas as cepas M e O do HIV-1 tenham evoluído nas populações humanas há quase um século, o grupo M parece ter sofrido um aumento no tamanho da população entre as décadas de 1960 e 1980, correspondendo ao período em que o VIH-1 tipo M se tornou uma pandemia global.

De Faria NR, Rambaut A, Suchard MA, et al. (2014), 'A propagação precoce e a ignição epidêmica do HIV-1 nas populações humanas.' *Ciência* 346(6205): 56–61

mudança para sugerir que a linhagem M se estabeleceu em grupos de alto risco, como profissionais do sexo, e depois se espalhou rapidamente através do contato sexual e de injeções não esterilizadas. Esta conclusão é apoiada por um aumento semelhante na hepatite C nesta região ao mesmo tempo.

Esta linhagem de vírus espalhou-se por toda a África e por outros países, estabelecendo a família de vírus que é a cepa predominante encontrada na Europa, América do Norte e do Sul e Austrália. A filogenia sugere que o VIH-1 também foi transportado para o Haiti na década de 1960, onde estabeleceu a linhagem agora conhecida como subtipo B, a estirpe mais comum encontrada na África Austral e Oriental e na Índia.

Revisão das técnicas utilizadas

Este exemplo ilustra alguns pontos importantes que revisitaremos em partes posteriores deste livro.

- **Formular uma questão testável** Uma das competências exigidas para a investigação científica é passar de uma área de interesse geral para uma questão testável mais específica. Por exemplo, em vez de perguntar “Quando surgiu a SIDA?”, uma pergunta testável mais específica é: “O que é

Machine Translated by Google

a idade do ancestral comum de todas as cepas do tipo M do HIV-1?' Muitas vezes estas questões mais específicas parecem mais restritas e menos interessantes do que a questão ampla. Mas para avançar é necessária uma pergunta específica que possa ser respondida por um teste bem elaborado ou pela coleta de novos dados. Em muitos casos, uma área de interesse geral pode gerar muitas questões específicas diferentes, cada uma delas respondida com base em dados ou análises diferentes. Desta forma, muitos pequenos tijolos (questões estreitas) são reunidos para construir um grande muro (explicando uma área de interesse mais ampla).

- **Testar explicações para acontecimentos passados** Não podemos voltar atrás no tempo e observar directamente o início da pandemia da SIDA. Nem podemos fazer experimentos manipulativos. Mesmo que implementássemos uma experiência antiética envolvendo a injecção de vacina contaminada contra a poliomielite em pessoas, isso apenas nos poderia dizer se tal transferência poderia acontecer, e não se o aconteceu no passado. Em vez disso, enquadramos os nossos testes científicos em termos de: 'Se esta hipótese for verdadeira, então o que esperaríamos observar?' Se fosse verdade que a vacinação contra a poliomielite causou a pandemia do VIH-1, esperaríamos que a pandemia do VIH tivesse começado no final da década de 1950 até ao início da década de 1960, que as estirpes pandémicas fossem derivadas de tecido de primatas utilizado para fabricar a vacina e que a vacina contra a poliomielite A vacina deve conter evidências de contaminação por SIV/HIV. Estas previsões das consequências de um acontecimento passado podem ser testadas utilizando provas disponíveis hoje, tais como a utilização de sequências de ADN de estirpes actuais de VIH para inferir a sua história evolutiva, e a análise de vacinas arquivadas contra a poliomielite em busca de provas de contaminação.

- **Exatidão, precisão e confiança** Estimativas, medições ou previsões são frequentemente apresentadas como um único número que representa a melhor estimativa do valor verdadeiro, dados os dados e as suposições da análise. A precisão da estimativa pode ser representada por intervalos de confiança, que definem a faixa de valores plausíveis consistentes com os dados e a análise. Uma estimativa precisa é aquela em que os limites de confiança contêm

  valor real. A partir das análises filogenéticas moleculares, a melhor estimativa da idade do último ancestral comum dos vírus VIH-1 do tipo M é 1920, mas os investigadores não podem descartar qualquer data entre 1909 e 1930. Mesmo que a estimativa não seja precisa, se for exacto – se a verdadeira data de origem estiver entre estes limites – rejeita a origem do VIH na década de 1960 como sendo inconsistente com os dados e a análise. No entanto, dados imperfeitos ou análises inadequadas podem levar a estimativas imprecisas (os intervalos de confiança não contêm a data verdadeira).

- **Suposições e conclusões** Todas as análises são baseadas em suposições. Às vezes estas suposições são óbvias; às vezes eles são menos claros. Por exemplo, as primeiras estimativas da data de origem da pandemia do VIH basearam-se no pressuposto de que

Machine Translated by Google

as taxas de evolução do genoma do HIV permaneceram aproximadamente constantes ao longo do tempo. Se esta suposição estivesse incorreta e as taxas tivessem mudado substancialmente ao longo do tempo, as estimativas poderiam ser imprecisas. Existem diversas maneiras de testar se as suposições podem estar produzindo estimativas enganosas. Uma delas é realizar investigações sobre a fiabilidade do pressuposto: por exemplo, utilizando amostras de VIH de datas conhecidas para medir a taxa de mudança ao longo do tempo. Outra é realizar uma análise semelhante que não dependa dessa suposição e ver se você obtém a mesma resposta, por exemplo, uma análise que permita taxas variáveis de mudança ao longo do tempo. Se todas as análises diferentes apontarem para a mesma conclusão, você poderá ter mais confiança em seus resultados. Observe, entretanto, que existem algumas suposições que todas as análises fazem, porque sem elas não podemos ir além das coisas que sabemos para inferir as coisas que não sabemos. Portanto, todos esses estudos de datação molecular baseiam-se na suposição de que a taxa de mudança na parte mais antiga da história da linhagem M é previsível a partir do que sabemos sobre a forma como os genomas M evoluíram nos últimos 50 anos (desde o primeiro amostra até os dias atuais). Não podemos excluir que a evolução do VIH tenha sido, de alguma forma, dramaticamente mais rápida no período anterior a 1959, mas podemos dizer que actualmente não temos boas razões para supor que sim (este é o princípio uniformitarista de utilizar processos conhecidos para explicar eventos passados).

Informações adicionais provenientes de linhas de evidência que não exigem estes pressupostos, tais como dados históricos sobre padrões de migração, podem ser utilizadas como um teste independente da razoabilidade das estimativas de datas.

- **Confirmação e refutação** Não existe um modelo único para teste de hipóteses em biologia evolutiva. Às vezes, são elaborados testes científicos que resultam na rejeição de uma hipótese específica. A hipótese da vacina contra a poliomielite como origem do VIH foi rejeitada porque as suas previsões não são confirmadas pelas evidências. Mas a rejeição de uma hipótese não dá automaticamente apoio a uma hipótese alternativa. Neste caso, não podemos concluir que a hipótese da "carne de caça" (que o VIH se originou através da caça e do abate de primatas infectados pelo SIV) tenha ganho apoio apenas porque a hipótese da vacina contra a poliomielite foi rejeitada. As hipóteses ganham apoio à medida que são feitas mais observações consistentes com aquela explicação específica, mas é difícil descartar a possibilidade de que outra hipótese não testada também possa explicar os dados tão bem, se não melhor.

Conclusão

Depois de todas estas investigações, poderemos dar uma resposta definitiva à pergunta 'De onde veio o VIH?' Sim e não. Não podemos dar uma explicação precisa e definitiva de quando, onde, como ou porquê o VIH surgiu pela primeira vez.